

**UNTERSUCHUNGEN ZUR SPERMATOGENESE
UND ZUM EINFLUSS DER PHOTOPERIODE AUF DIE
HODENENTWICKLUNG BEIM DSUNGARISCHEN HAMSTER
(PHODOPUS SUNGORUS PALLAS)**

Reina Frieling

1979



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41551927_0092

Aus der Gynäkologischen und Ambulatorischen Tierklinik
der Tierärztlichen Fakultät der Universität München
(Lehrstuhl: Prof. Dr. W. Leidl)
und aus dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie
Seewiesen und Andechs (Abt. Aschoff)

UNTERSUCHUNGEN ZUR SPERMATOGENESE UND ZUM EINFLUSS
DER PHOTOPERIODE AUF DIE HODENENTWICKLUNG BEIM
DSUNGARISCHEN HAMSTER (PHODOPUS SUNGORUS PALLAS)

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der tiermedizinischen Doktorwürde
der Tierärztlichen Fakultät der Ludwig-Maximilians-Universität
München

von
Reina Frieling
aus
Hermannsburg

München 1979



Gedruckt mit Genehmigung der Tierärztlichen Fakultät
der Universität München

Dekan: Prof. Dr. H. Kräußlich

Referent: Prof. Dr. W. Leidl

Korreferent: Prof. Dr. Dr. H.H. Sambras

Tag der Promotion: 27. Juli 1979

Inhaltsverzeichnis

	Seite
1. Einleitung	1
2. Literatur	3
2.1 Fortpflanzungsrhythmus und Steuerung durch die Photoperiode	3
2.2 Photoperiodische Zeitmessung	5
2.3 Photoperiode und Pubertät	6
2.4 Einfluß der Photoperiode auf die Spermatogenese	8
2.5 Einwirkung der Photoperiode auf das endokrine System bei männlichen Säugern	10
3. Eigene Untersuchungen	15
3.1 Versuchstier und Haltung	15
3.2 Keimepithelzyklus	16
3.2.1 Material und Methode	16
3.2.2 Ergebnisse	17
3.3 Dauer des Keimepithelzyklus und Dauer der einzelnen Phasen	25
3.3.1 Material und Methode	25
3.3.1.1 Versuchsanordnung und Herstellung der Autoradiogramme	25
3.3.1.2 Auswertung der Autoradiogramme	25
3.3.2 Ergebnisse	27
3.4 Beeinflussung männlicher Gonaden durch die Photoperiode während der Jugendentwicklung	33
3.4.1 Material und Methode	33
3.4.1.1 Versuchsanordnung	33
3.4.1.2 Histometrische Untersuchungen	33
3.4.1.3 Zellzählungen	34
3.4.1.4 Statistik	35

	Seite
3.4.2. Ergebnisse	35
3.4.2.1 Hodengewicht	35
3.4.2.2 Tubulisdurchmesser	37
3.4.2.3 Prozentualer Anteil des Germinativums	39
3.4.2.4 Tubuluslänge	41
3.4.2.5 Spermatozyten I im Leptotän	41
3.4.2.6 Zelldegenerationen	44
4. Diskussion	49
4.1 Keimepithelzyklus	49
4.2 Dauer des Keimepithelzyklus	50
4.3 Einfluß der Photoperiode auf die präpuberale Entwicklung der Hoden	53
4.3.1 Reaktion auf lange Photoperioden	55
4.3.2 Reaktion auf kurze Photoperioden	57
5. Zusammenfassung	62
6. Literaturverzeichnis	66
7. Anhang	78

1. EINLEITUNG

Viele Säugetierarten weisen eine Jahresperiodik in der Reproduktion auf, wobei als steuernder Faktor das Licht eine wesentliche Rolle spielt.

Untersuchungen über den Einfluß der Photoperiode auf das Fortpflanzungssystem haben bisher nur in wenigen Fällen den morphologischen Aspekt am Hodenparenchym von männlichen Tieren berücksichtigt. Arbeiten, die die Einwirkung der Photoperiode auf die Hodenstrukturen von Jungtieren darstellen, liegen nicht vor.

Der Dsungarische Zwerghamster ist ein Säugetier, das sich besonders gut für derartige Untersuchungen eignet, da die Gonaden sehr eindeutige Reaktionen auf die Photoperiode aufweisen. Ein weiterer Vorteil dieses Versuchstieres ist seine Anspruchslosigkeit in Bezug auf die Haltungsbedingungen.

Die vorliegenden Untersuchungen enthalten als Voraussetzung, um die Bedeutung unterschiedlicher Lichtbedingungen auf die Hodenstruktur festzustellen, zunächst eine Beschreibung des Keimepithelzyklus sowie die Bestimmung der Dauer des Keimepithelzyklus. Der zweite Abschnitt der Arbeit beschäftigt sich mit dem Einfluß der Photoperiode auf die präpuberalen männlichen Gonaden. Folgende Fragen sollten geklärt werden:

- 1) Welche morphologischen Unterschiede zeigen sich im Hodenparenchym von Jungtieren, die unter unterschiedlichen Lichtbedingungen aufgewachsen sind.
- 2) Ab welchem Lebensalter läßt sich die Reaktion auf die Photoperiode in den Hoden feststellen.

2. LITERATUR

2.1 Fortpflanzungsrhythmus und Steuerung durch die Photoperiode

Viele wildlebende und einige domestizierte Säugetierarten, insbesondere der mittleren und höheren Breiten, zeigen jahresperiodische Änderungen von verschiedenen Körperfunktionen. Besonders auffällig ist die Jahresperiodik in der Fortpflanzungsaktivität. Sie ist gekennzeichnet durch einen Wechsel der sexuellen Aktivität mit einem darauffolgenden Abschnitt der sexuellen Ruhe, während der die Funktion der Gonaden reduziert oder eingestellt wird. Durch diese Rhythmik fällt die Geburt der Nachkommenschaft in die Jahreszeit, die der betreffenden Art die günstigsten Aufzuchtbedingungen schafft. Für eine Reihe von Säugern konnte gezeigt werden, daß die Photoperiode, also die Länge der täglichen Lichtzeit und ihre jahreszeitliche Änderung, für die Steuerung der Jahresperiodik verantwortlich ist (s. Übersichten Aschoff, 1955; Farner, 1961; Lofts, 1970).

In unseren Breiten kann generell unterschieden werden zwischen Tieren, die eine mittlere Tragzeit haben, bei denen kurze Photoperioden auf die Gonaden stimulierend wirken, und Tieren, die eine sehr kurze oder sehr lange Tragzeit haben. Bei ihnen wirken lange Photoperioden stimulierend auf die Gonaden. Ortavant et al. (1964) fügen dieser Einteilung noch eine dritte Kategorie von Tierarten hinzu wie Rinder, Büffel, Schweine und Hauskaninchen, die ihre Reaktionsfähigkeit auf die Photoperiode im Laufe der Domestikation verloren haben. Es sei aber darauf hingewiesen, daß auch bei diesen Tierarten

teilweise Restzustände einer ursprünglichen Fortpflanzungszeit nachgewiesen werden können, so beispielsweise beim Stier anhand der Fruktosekonzentration im Samenplasma (Leidl, 1958).

Bei Tieren wie Schaf, Hirsch und Ziege, die ihre Paarungszeiten im Herbst und Anfang Winter haben, also bei abnehmen-der täglicher Lichtzeit, kommt es in dieser Zeit zur vollen Entwicklung der Gonaden. Allerdings muß betont werden, daß bei Schafen dieser Rhythmus je nach Ort und Rasse unterschiedlich stark ausgebildet ist. So finden sich bei den mehr südlichen Rassen keine markanten jahreszeitlichen Unterschiede in der Gonadenfunktion (Lodge und Salisbury, 1970). Dagegen haben Untersuchungen an einigen Rassen unserer Breiten den stimulierenden Effekt kurzer Photoperioden auf die Sexualfunktion von weiblichen und männlichen Tieren deutlich gemacht. Bei Schafböcken konnte unter experimentell abnehmen-der Tageslichtlänge diese Wirkung anhand der Zunahme von Spermatiden, leptotänen Spermatozyten und Spermienreserven im Nebenhoden nachgewiesen werden (Thibault et al., 1966). Bei Schafen ist gezeigt worden, daß durch Verkürzung der Photoperiode der Östrus auch außerhalb der Paarungssaison induziert werden kann, dagegen verursacht eine Verlängerung der Photoperiode eine vorzeitige Beendigung der Paarungszeit (Veates, 1949). Beim Hirsch liegen Untersuchungen über saisonale Änderungen der Spermatogenese und der Sekretion von Geschlechtshormonen vor (Hochereau-de Reviers und Lincoln, 1978; Lincoln und Kay, 1979).

Zu den Tierarten, bei denen lange Photoperioden stimulierend auf die Gonaden wirken, gehören eine Reihe von Kleinsäugetern und als einziges Haustier das Pferd (s. Übersicht Sadleir, 1969). Viele Untersuchungen sind an Wühlmausarten gemacht worden, insbesondere auch im Hinblick auf die Einwirkung der Photoperiode auf die morphologischen Veränderungen der Gonaden (Lecyk, 1962; Thibault et al., 1966; Clarke und Kennedy, 1967; Breed und Clarke, 1970; Grocock und Clarke 1975). In den letzten Jahren haben sich aber immer mehr Hamsterarten als Modell für Untersuchungen über die photoperiodische Steuerung der Jahresperiodik durchgesetzt. Beim Dsungarischen Hamster (*Phodopus sungorus* Pallas), der in verschiedenen Körperfunktionen (Körpergewicht, Fellfärbung, mittventrale Talgdrüse und Fortpflanzungsaktivität) saisonale Änderungen aufweist (Figala et al., 1973), konnte gezeigt werden, daß bei männlichen Tieren, die im Sommer experimentell kurzen Photoperioden ausgesetzt wurden, Hoden und Anhangsdrüsen sich zurückbildeten, während lange Photoperioden die Gonadengröße und Aktivität unterhielten. Dagegen konnten lange Photoperioden die im Winter normalerweise zurückgebildeten Hoden zur vollen Funktion stimulieren (Hoffmann, 1972, 1973, 1974).

2.2 Photoperiodische Zeitmessung

Photoperiodische Wirkungen sind schon seit langer Zeit bekannt. Sie wurden bei Säugern erstmals 1932 beschrieben (Baker und Ranson, 1932). Als Modell für Untersuchungen an den wirksam werdenden Phänomenen dienten vorwiegend Hamsterarten. Bei ihnen konnte festgestellt werden, daß zwischen den Photoperioden, welche die Gonadenfunktion stimulieren bzw. aufrecht erhalten

und den Photoperioden, welche zur Regression der Gonaden führen, eine recht scharfe Grenze liegt, die als sogenannte "kritische Photoperiode" bezeichnet wird. Beim Goldhamster liegt sie bei 12,5 Stunden Licht pro Tag und beim Dsungarischen Hamster bei 13 Stunden Licht pro Tag (Gaston und Menaker, 1967; Elliot, 1974; Hoffmann, 1979). Das bedeutet, daß der Organismus sehr genau zwischen verschieden langen Lichtzeiten unterscheiden kann.

2.3 Photoperiode und Pubertät

Photoperiodische Wirkungen sind nicht nur auf adulte Tiere beschränkt. Untersuchungen an Säugern, die mehrere Würfe in einer Fortpflanzungssaison bringen, zeigen, daß es jahreszeitliche Unterschiede in der sexuellen Entwicklung der Jungtiere gibt. Die zu Beginn der Fortpflanzungsperiode geborenen Jungen werden sehr viel schneller geschlechtsreif als diejenigen, die zu einem späteren Zeitpunkt geboren werden (Sadleir, 1969; Lincoln und MacKinnon, 1976).

Experimentelle Untersuchungen haben gezeigt, daß der Eintritt der Pubertät von der Photoperiode beeinflusst wird. Das Hodengewicht von präpuberalen Wühlmäusen (*Microtus agrestis*) ist sehr viel geringer bei Tieren, die 5 oder 10 Stunden Licht pro Tag ausgesetzt wurden als bei Tieren, die eine Tageslichtzeit von 15 oder 20 Stunden hatten (Thibault et al., 1966). Bei weiblichen Jungtieren konnte ein ähnlicher Effekt auf die Gonadenentwicklung festgestellt werden (Breed und Clarke, 1970; Lecyk, 1963).

Dsungarische Hamster, unter natürlicher Photoperiode unserer Breite gehalten, zeigen abhängig davon, zu welcher Jahreszeit sie geboren worden sind, eine unterschiedliche Pubertätsentwicklung. Bei Männchen, die zu Beginn der Saison (März) geboren worden sind, ist das Wachstum der Hoden verzögert. Die bis zum Sommer geborenen Jungtiere zeigen eine sehr rasche Hodenentwicklung. Bei den kurz vor Ende der Paarungssaison (Mitte Juli) geborenen Tieren tritt wiederum eine Verzögerung des Hodenwachstums ein. Bei noch später im Jahr geborenen Hamstern bleiben die Hoden klein und inaktiv (Brackmann, 1978). Experimentelle Untersuchungen, durchgeführt unter artifiziellen Lichtbedingungen, bestätigen den Einfluß der Photoperiode auf die Pubertät beim Dsungarischen Hamster. Während bei Männchen unter langen Photoperioden die Hodenentwicklung im Alter von 35-40 Tagen abgeschlossen ist, bleiben die Hoden von Tieren im Kurztag bis zum Alter von ungefähr 160 Tagen klein und inaktiv (Hoffmann, 1978a).

Beim Goldhamster, der als adultes Tier sehr deutliche photoperiodische Effekte aufweist, wird dagegen die sexuelle Entwicklung der Jungtiere durch die Photoperiode nicht beeinflusst (Gaston und Menaker, 1967; Reiter et al., 1970).

2.4 Einfluß der Photoperiode auf die Spermatogenese

Der Abschnitt soll einen Überblick über die Veränderungen am Keimepithel von Tierarten geben, bei denen der Nachweis der Einwirkung der Photoperiode auf die Gonadenfunktion erbracht ist. Es sei betont, daß in der überwiegenden Mehrzahl der Untersuchungen nur das Gewicht von Hoden und akzessorischen Drüsen bestimmt und angegeben wurde, und daß sich die Angaben über den morphologischen Zustand des Keimepithels, wenn überhaupt gemacht, auf wenige, mehr qualitative Feststellungen beschränken. Quantitative Untersuchungen über die Veränderungen an den Gonaden liegen nur von wenigen Arten vor, und auch hier sind sie meist auf den Jahresgang unter natürlichen Bedingungen beschränkt. Ältere Untersuchungen an Schafböcken beziehen sich hauptsächlich auf die saisonalen Änderungen in der Ejakulatszusammensetzung. So ist der Anteil an motilen, lebenden Spermien im Herbst am höchsten. Die Gesamtzahl der Spermien im Ejakulat hat ihr Maximum bei Schaf- und Ziegenböcken ebenfalls in der Paarungssaison (s. Übersicht Ortavant et al., 1964; Leidl, 1958). Experimentelle Untersuchungen mit künstlich abnehmender Tageslichtlänge haben gezeigt, daß beim Schafbock die Spermienreserve im Nebenhoden und das Hodengewicht bei einer Tageslichtlänge von acht Stunden am höchsten sind. Die spermatogene Aktivität, gemessen an der Anzahl von Spermatozyten I im Leptotän und Diplotän, wies dagegen schon bei zehn Stunden Licht pro Tag Maximalwerte auf (Ortavant, 1961). Lange Photoperioden bewirken beim Schafbock auch eine Verminderung der Anzahl der A-Spermatogonien. Die Dauer des Spermatogeneszyklus wird nicht durch die Photoperiode beeinflusst (Ortavant et al., 1964).

Ortavant et al. (1964) nennen drei kritische Phasen im Ablauf der Spermatogenese, in denen die Lichtwirkung deutlich wird: als erste Phase die Teilung der A-Spermatogonien und ihre Transformation in intermediäre Spermatogonien, als zweite den Übergang vom Zygotän- ins Pachytänstadium während der meiotischen Prophase und als dritte die Bildung der Spermatiden. Untersuchungen an Rothirschen, deren Hoden im Herbst und im Frühjahr histologisch untersucht wurden, unterstützen diese These. Die Anzahl der A₀-Spermatogonien, der leptotänen Spermatozyten und der elongierten Spermatiden ist in der Paarungssaison signifikant höher als im Frühjahr. Weiterhin konnte gezeigt werden, daß die Zunahme des Hodengewichts im Herbst mit einem Anstieg von Tubulussdurchmesser, Tubuluslänge und Volumen des intertubulären Gewebes (Hochereau-de Reviers und Lincoln, 1978) verbunden ist.

Bei Wühlmäusen und bei Hamstern sind die Effekte auf die Gonadenfunktion, hervorgerufen durch unterschiedlich lange Photoperioden, sehr viel drastischer. So zeigen Wühlmäuse (*Microtus agrestis*, Laborzucht) unter Langtagbedingungen volle Spermatogenese, dagegen wird bei den meisten Tieren, die unter Kurztagbedingungen gehalten werden, die Spermatogenese eingestellt. Bei diesen "Kurztagtieren" ist die Zelleranzahl im Keimepithel stark reduziert. Die Samenkanälchen enthalten nur noch Sertoli-Zellen, Spermatogonien und vereinzelt Spermatozyten I (Clarke und Kennedy, 1967). Bei Tieren, die unter abnehmender Tageslichtlänge gehalten wurden und deren Hoden sich im Zustand der Regression befinden, variiert das histologische Bild. Neben Tubuli, die vollständige Stadien der Spermatogenese aufweisen, lassen sich

andere finden, die nur noch Sertoli-Zellen, Spermatogonien und Spermatozyten enthalten (Clarke und Kennedy, 1967). In regredierenden Hoden von Wühlmäusen kommt es zu einem starken Zellverlust im Keimepithel während der mitotischen und meiotischen Phase (Grocock und Clarke, 1975).

Ähnliche Zustände lassen sich an den Gonaden von Hamstermännchen feststellen, die dem natürlichen Wechsel der Photoperiode ausgesetzt waren oder unter Kurz- oder Langtagbedingungen gehalten wurden. Die histologischen Veränderungen in Hoden von "Kurztagtieren" sind immer mit einer Abnahme des Hodengewichts und des Tubulusdurchmessers verbunden (Gaston und Menaker 1967; Desjardins et al., 1971; Hoffmann, 1978a; 1978b; 1978c).

2.5 Einwirkung der Photoperiode auf das endokrine System bei männlichen Säugern

Untersuchungen über die endokrinen Veränderungen nach photoperiodischer Manipulation wurden bei Säugern hauptsächlich an Goldhamstern und Schafen durchgeführt. Deshalb soll in diesem Abschnitt vor allem auf diese beiden Tierarten eingegangen werden.

Befunde an männlichen Hamstern zeigen, daß es parallel zur Hodenregression im Kurztag zur Involution der androgenabhängigen akzessorischen Geschlechtsdrüsen kommt, was als ein indirekter Nachweis für eine verminderte Androgensekretion gelten kann. Beim Dsungarischen Hamster wird das Gewicht der

akzessorischen Drüsen beispielsweise im Kurztag um etwa zwei Drittel reduziert (Hoffmann, 1978b). Der Abfall des Androgen-Spiegels unter kurzen Photoperioden konnte durch direkte Messung der Plasma-Testosteron-Werte bestätigt werden (Berndtson und Desjardins, 1974).

Ähnliches gilt für die Gonadotropinsekretion. Bei Hamstern wurde von den meisten Untersuchern im Dauerdunkel oder unter kurzen Photoperioden eine signifikante Abnahme des Gonadotropingehalts der Hypophyse und der Gonadotropinwerte im Plasma festgestellt (Berndtson und Desjardins, 1974; Turek et al., 1975a, 1975b, 1976). Die Arbeitsgruppe Reiter beschreibt dagegen lediglich eine Abnahme des LH-Gehalts der Hypophyse, aber keine signifikante Veränderung des Plasma-LH-Spiegels (Reiter u. Johnson, 1974; Reiter et al., 1975a, 1975b, 1977).

Diese Befunde zeigen, daß die durch die Photoperiode bewirkten Veränderungen an den Gonaden und akzessorischen Geschlechtsdrüsen wenigstens zum Teil auf einer Änderung der Gonadotropinsekretion beruhen (s. auch Prolaktin).

Auch der zugrunde liegende Mechanismus der Regelung der Gonadotropinausschüttung konnte weitgehend geklärt werden. Es kann angenommen werden, daß es im Zusammenhang mit der Photoperiode zu einer Änderung der Empfindlichkeit in der feed-back Wirkung gegenüber gonadalen Steroiden kommt. Bei kastrierten Hamstermännchen waren im Kurztag geringere Mengen an Testosteron als im Langtag notwendig, um den Plasma-Gonadotropin-Spiegel zu senken. Diese Änderung in der Empfindlichkeit ist unab-

hängig von den Gonaden. Es treten die gleichen Änderungen auf bei Hamstern, die vor Einsetzen oder nach längerem Aufenthalt in kurzen Photoperioden kastriert wurden (Tamarkin et al., 1976; Turek, 1977). Der Befund, daß die Hypophyse auf Gonadotropin-Releasing-Hormone bei Kurztagtieren und Langtagtieren etwa gleich reagiert, spricht dafür, daß die Änderung der Sensitivität gegenüber gonadalen Steroiden nicht in der Hypophyse sondern im Hypothalamus erfolgt (Turek et al., 1977).

Der Abfall der Gonadotropine nach photoperiodischer Beeinflussung konnte auch bei anderen männlichen Säugern beobachtet werden, so beim Schafbock (Pelletier und Ortavant 1975a; 1975b) und beim Rothirsch (Hochereau-de Reviers und Lincoln, 1978). Bei Ziegenböcken ließ sich während der Paarungszeit ein signifikant höherer Androgengehalt der Hoden als außerhalb der Paarungszeit feststellen (Leidl et al., 1970).

Die bisherigen Untersuchungen sprechen dafür, daß neben den Gonadotropinen auch das Prolaktin durch die Photoperiode beeinflusst wird. Mit Aufenthalt im Kurztag kommt es bei Hamstermännchen zu einer deutlichen Abnahme des Prolaktin-gehalts der Hypophyse und des Plasma-Prolaktin-Spiegels (Bartke et al., 1975, 1978a u. b). Das Prolaktin scheint bei der Stimulation der testikulären Rekrudescenz eine wichtige Rolle zu spielen. Bartke et al. (1975, 1978a u. b) fanden, daß tägliche Injektionen von Prolaktin oder die Implantation von Prolaktin sezernierenden Hypophysen in die Nierenkapsel

bei Kurztagtieren Hodenwachstum und Erhöhung der Testosteronproduktion bewirken. Injektionen von FSH ergaben dagegen keine deutlichen Effekte.

Die Wirkung des Prolaktins wird darauf zurückgeführt, daß es die Konzentration von LH-Rezeptoren im Hoden und damit die Bindung von LH fördert. Nach täglichen Prolaktininjektionen konnte eine drastische Erhöhung der LH-Bindung bei Tieren festgestellt werden, die kurzen Photoperioden ausgesetzt waren. Daneben wurde nach Prolaktinbehandlung auch eine Erhöhung des FSH-Spiegels im Plasma beobachtet, was ebenfalls die Bindung von LH im Hoden beeinflussen könnte (Bartke et al., 1978a).

Befunde am Schafbock haben zwar den Anstieg der Gonadotropinwerte nach Stimulierung des reproduktionssystems durch die Photoperiode (beim Schaf wirken kurze Photoperioden stimulierend auf die Gonaden, lange führen zur Hodenregression) belegt, ein Anstieg der Prolaktinwerte dagegen konnte nicht festgestellt werden (Lincoln et al., 1978).

Der Effekt der Photoperiode betrifft also nicht allein das Gonadotropinsystem, sondern auch das Prolaktin. Während bei den Gonadotropinen bei Goldhamstern und Schafen eine gute Übereinstimmung in den Veränderungen im endokrinen System nach photoperiodischer Behandlung besteht, ist dies beim Prolaktin weit weniger der Fall.

Abschließend läßt sich sagen, daß sich männliche Säuger
nach der photoperiodischen Wirkung in 4 Reaktionsgruppen einteilen lassen (s. auch
Leidl, 1958):

1. Wildlebende Säuger mit einer eindeutigen Paarungs-
saison, bei denen es außerhalb der Fortpflanzungs-
zeit auf Grund der hormonellen Situation zum Ruhen
der Spermatogenese und der akzessorischen Geschlechts-
drüsen kommt.
2. Wildlebende und einige domestizierte Säuger, deren
Fortpflanzungsfunktion außerhalb der Paarungszeit
weniger stark eingeschränkt wird. Die spermatogene
Aktivität kann reduziert sein, der vollständige Ab-
lauf der Spermatogenese bleibt jedoch erhalten.
Allerdings sind die Hormonmengen nicht mehr aus-
reichend, um die akzessorischen Geschlechtsdrüsen
zur vollen Funktion zu stimulieren.
3. Domestizierte Säuger, die keinen Fortpflanzungs-
rhythmus, sondern nur noch Residualzustände einer
ursprünglich vorhandenen Paarungssaison aufweisen.
4. Säuger, die keine Reaktion auf photoperiodische
Einflüsse zeigen.

3. Eigene Untersuchungen

3.1 Versuchstier und Haltung

Als Versuchstier diente der Dsungarische Zwerghamster (*Phodopus sungorus* Pallas) und zwar die Subspezies *Phodopus sungorus sungorus*, die in vielen Körperfunktionen eine Jahresperiodik aufweist (Figalä et al., 1973). Die hier verwendeten Tiere stammen aus einer seit 1968 bestehenden Zucht, die sich auf 4 Tiere, die in der Nähe von Omsk in Westsibirien gefangen wurden, zurückführen läßt. Das natürliche Verbreitungsgebiet dieser Hamster ist die zentralasiatische Wermutssteppe.

Alle Einzeltiere wurden in Plastik-Sichtkäfigen (29x19x14cm) gehalten. Als Einstreu diente Sägemehl. Die Tiere erhielten pelletiertes Zuchtfutter für Hamster (Altromin) und Wasser ad lib. sowie zusätzlich einmal wöchentlich ein Stück Apfel. Zur Zucht wurde jeweils ein Paar in einen größeren Käfig (42x28x17 cm) gesetzt. Jungtiere verblieben bis zum 21. Lebens- tag bei ihren Eltern und wurden danach in Einzelkäfigen gehalten.

Die Versuchsterräume waren auf $20 \pm 3^\circ\text{C}$ temperiert. Soweit die Tiere unter artifiziellen Lichtbedingungen lebten, wurde als Kurztag [Licht:Dunkel 8:16 (LD 8:16)] eine tägliche Lichtzeit von 8 Stunden Licht (von 8h - 16h) und als Langtag [Licht:Dunkel 16:8 (LD 16:8)] eine tägliche Lichtzeit von 16 Stunden Licht (von 4h - 20h) gewählt. Die Beleuchtungsstärke betrug in Abhängigkeit von der Position des Käfigs im

Raum 80 bis 300 Lux. Die Luftfeuchtigkeit entsprach den natürlichen Gegebenheiten, da der Raum durch einen Ventilator belüftet wurde.

Zum jeweiligen Versuchsende wurden die Tiere mit Halothan (2-Brom-2-Chlor-1,1,1-Trifluoräthan) getötet. Die Hoden wurden entnommen und gewogen, anschließend in Bouinscher Lösung fixiert und in Paraffin eingebettet. Vom rechten Hoden wurden 5 μ dicke Schnitte angefertigt, die mit Hämalaun-Eosin gefärbt wurden.

3.2 Keimepithelzyklus

3.2.1 Material und Methode

Die Einteilung der Phasen des Keimepithelzyklus erfolgte nach der bei Berchtold (1963) und Leidl (1968) beim Stier beschriebenen Methode. Die Untersuchungen wurden an 17 adulten Hamstermännchen gemacht, deren Gonaden äußerlich volle Funktionsfähigkeit erkennen ließen. Die Tiere lebten von Geburt an (Juni) bis zum Versuchsende (Juli des darauffolgenden Jahres) in einem Raum, der nur durch natürliches Tageslicht beleuchtet wurde.

Die Einteilung der Phasen wurde bei lichtmikroskopischer Betrachtung anhand der Spermatidenbeschaffenheit durchgeführt. Die Entwicklung der Spermatiden wurde im Hinblick auf Form und Anfärbbarkeit des Zellkerns sowie auf Chromatinverteilung innerhalb des Kerns untersucht. Ein weiteres Kriterium bei der Einteilung der Phasen war die Lage von Spermatiden und Spermien innerhalb des Keimepithels.

3.2.2 Ergebnisse

Die acht Phasen der Spermatogenese des Dsungarischen Hamsters stimmen im wesentlichen mit dem Keimepithelzyklus des Stiers überein (Abb. 1 und Abb. 2 bis 9). Der Spermatogonienvermehrungszyklus wurde bei diesen Untersuchungen nicht berücksichtigt. In die schematische Darstellung des Keimepithelzyklus (Abb. 1) wurden die Spermatogonien nach der im Lichtmikroskop differenzierbaren Beschaffenheit der Zellkerne aufgenommen.

Die Phase 1 (Abb. 2) ist gekennzeichnet durch das Auftreten der nach der 2. meiotischen Teilung entstandenen jungen Spermatiden. Ihre Kerne sind kreisrund und stark angefärbt. Im Kerninnern lassen sich ziemlich undeutlich ein bis zwei Chromatinbröckchen erkennen. Die neugebildeten Spermatiden liegen in mehreren Zellagen gegen das Kanälchenlumen gerichtet. Die Spermatiden der älteren Generation besitzen bereits die charakteristische Spermienform mit dem abgeplatteten, länglichen Spermienkopf und dem ausgebildeten Schwanzende. Sie sind mehr oder weniger gebündelt noch im Keimepithel verankert. In den der Basalmembran nahen Zellagen lassen sich Spermatozyten in der frühen Pachytän und Spermatogonien vom Typ A und in der späten Phase 1 auch intermediäre Spermatogonien feststellen.

In der Phase 2 (Abb. 3) beginnt die Kondensation der Chromatingranula in den jungen Spermatiden, gleichzeitig verlieren die älteren Spermatiden ihren Kontakt mit den Sertoli-Zellen. Die Anfärbbarkeit des Zellkerns der jungen Spermatiden hat abgenommen. Die Kernmembran ist deutlich sichtbar. Im Kerninnern befindet sich zentral ein Nukleolus und in der Peri-

PHASE 1	PHASE 2	PHASE 3	PHASE 4	PHASE 5	PHASE 6	PHASE 7	PHASE 8
Sp	Sp	Sp					
S	S	S	S	S	S	S	S
SzI	P SzI	P SzI	P SzI	P SzI	D SzI	D SzI	SzII
I	I	B	SzI	PL	L SzI	Z SzI	Z SzI
A	A	A	A	A	A	A	A

Abb. 1: Keimepithelzyklus beim Dsungarischen Zwerghamster

A = A-Spermatogonie, I = Intermediärspermatogonie,

B = B-Spermatogonie, SzI = primärer Spermatozyt, SzII =

sekundärer Spermatozyt, S = Spermatide, Sp = Spermium,

PL = Präleptotän, L = Leptotän, Z = Zygotän, P = Pachytän,

D = Diplotän, DK = Diakinese.

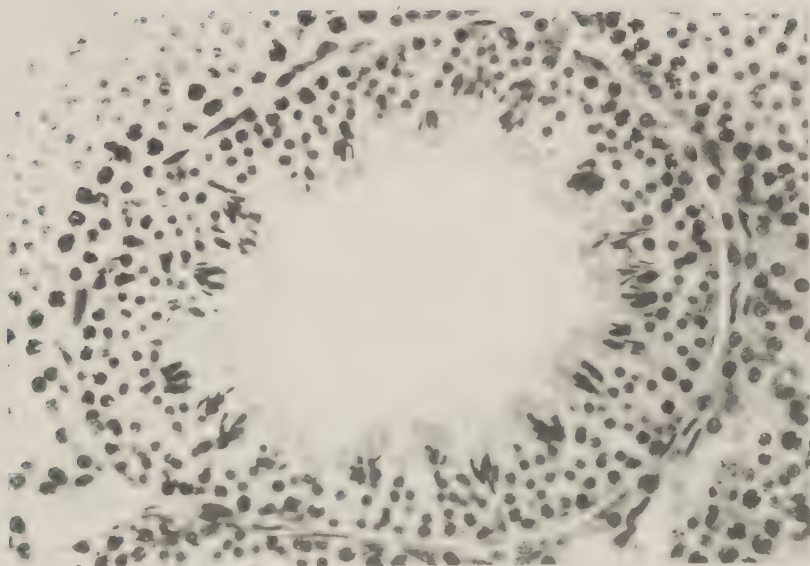


Abb. 2: Hodentubulus im Querschnitt. HE-Färbung,
400x. Phase 1.

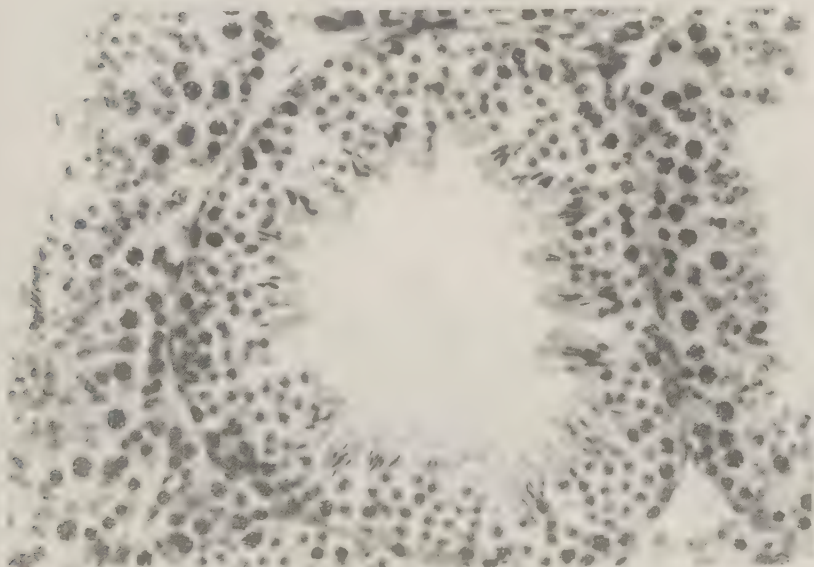


Abb. 3: Hodentubulus im Querschnitt. HE-Färbung,
400x. Phase 2.

pherie ein Chromatinbröckchen. Die reifen Spermatiden haben am Ende dieser Phase keine Verbindung mehr mit den Sertoli-Zellen. In den unteren Zellagen befinden sich Spermatozyten I im Pachytän, intermediäre Spermatogonien und Spermatogonien vom Typ A.

In der Phase 3 (Abb. 4) beginnt die zentripetale Wanderung der reifen Spermatiden. Diese Phase endet damit, daß alle Spermien das Kanälchenlumen umgrenzen. Die Anfärbbarkeit der noch runden, jungen Spermatidenkerne hat wiederum abgenommen. Im Kerninnern werden mehrere Chromatingranula sichtbar. In dem unteren Kanälchenabschnitt liegen Spermatozyten I im Pachytän, B-Spermatogonien und Spermatogonien vom Typ A.

Die Phase 4 (Abb. 5) dauert vom Ende der zentripetalen Wanderung der reifen Spermatiden bis zu dem Zeitpunkt, wo keine Spermien mehr im Kanälchenlumen sichtbar sind. Der Kern der jungen Spermatiden ist bei den meisten Zellen noch kreisrund, bei einigen aber schon von zunehmend eiförmiger Gestalt. Im unteren Drittel der Tubuli lassen sich Spermatozyten I im Präleptotän und Pachytän feststellen. Basal befinden sich Spermatogonien vom Typ A.

Die Phase 5 (Abb. 6) ist dadurch gekennzeichnet, daß alle Spermien das Kanälchenlumen verlassen haben. In dieser Phase beginnt die Streckung des Zellkerns der jüngeren Spermatiden. Die Form des Kerns variiert von ei- bis birnenförmig. Die älteren Spermatozyten I befinden sich im Übergang vom Pachytän ins Diplotänstadium, die jüngeren haben das Leptotänstadium erreicht. Spermatogonien vom Typ A lassen sich entlang der Basalmembran auffinden.

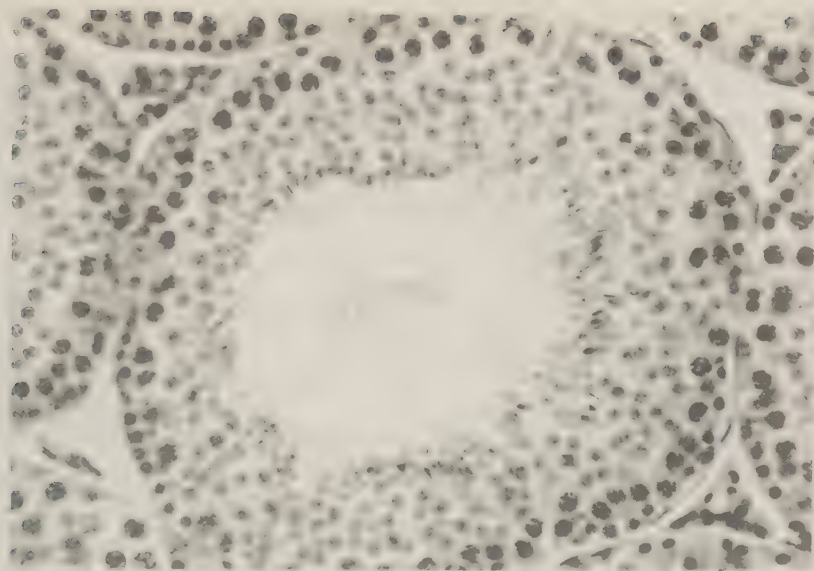


Abb. 4: Hodentubulus im Querschnitt. HE-Färbung, 400x
Phase 3.

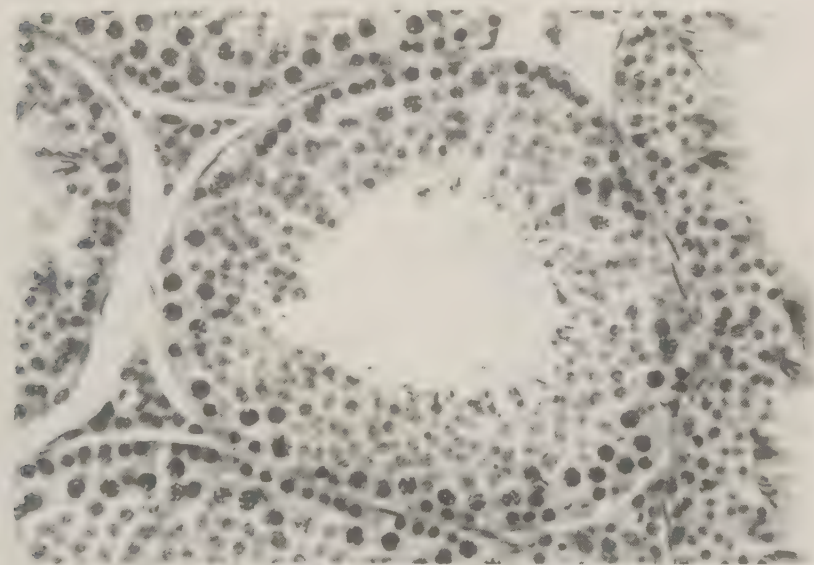


Abb. 5: Hodentubulus im Querschnitt. HE-Färbung, 400x.
Phase 4.

In der Phase 6 (Abb. 7) wird in zunehmendem Maße die Spermatidenbündelung sichtbar. Dabei nimmt die Anfärbbarkeit und Verlängerung des Spermatidenkerns zu. An dem dem Kanälchenlumen zugewandten Ende der Spermatiden setzt sich der deutlich dunkler angefärbte Halsteil ab. Weiterhin zeigen die Spermatiden die Tendenz, sich in tiefere Schichten des Keimepithels einzubetten. Längs der Basalmembran liegen junge Spermatozyten im Übergang vom Leptotän- ins Zygotänstadium, dazwischen vereinzelt A-Spermatogonien. Die ältere Generation der Spermatozyten I befindet sich im Diplotän.

Die Phase 7 (Abb. 8) dauert vom Beginn der Spermatidenbündelung bis zum Abschluß der Prophase der 1. Reifeteilung. Die Spermatiden besitzen nun die charakteristische Spermienkopfform. Im Vergleich zur Phase 6 hat der Kopf an Anfärbbarkeit zugenommen. In gebündelter Form liegen sie jetzt mehr oder weniger in den Sertoli-Zellen verankert. Spermatozyten I im Diakinese-Stadium und im Zygotänstadium sowie Spermatogonien vom Typ A bilden die unteren Schichten des Keimepithels.

Die Phase 8 (Abb. 9) ist durch den Fortgang der 1. und durch die 2. Reifeteilung gekennzeichnet. Die gebündelten Spermatiden sind jetzt tief im Keimepithel verankert. Weiterhin lassen sich neben der Metaphase, Anaphase und Telophase der 1. meiotischen Teilung alle Stadien der zweiten meiotischen Teilung sowie Spermatozyten II auffinden. Basal liegen Spermatogonien vom Typ A und Spermatozyten I im Zygotän.

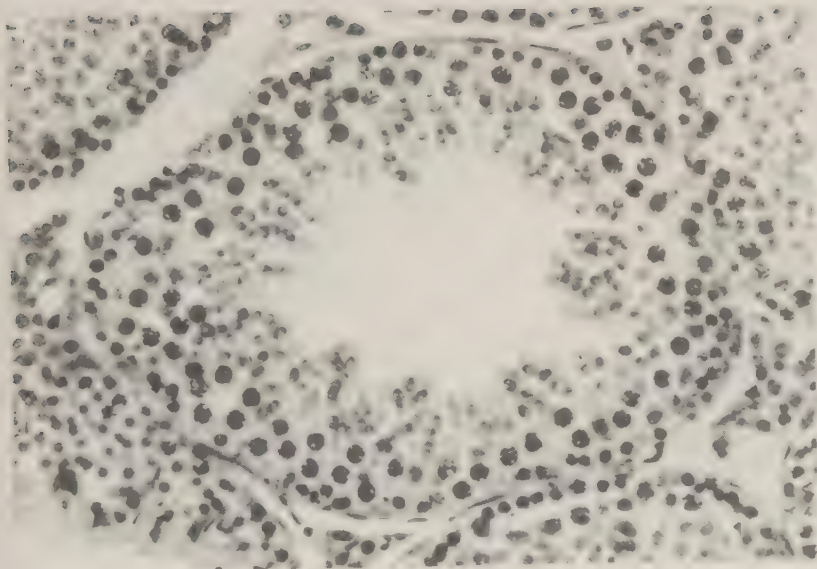


Abb. 6: Hodentubulus im Querschnitt. HE-Färbung, 400x
Phase 5.

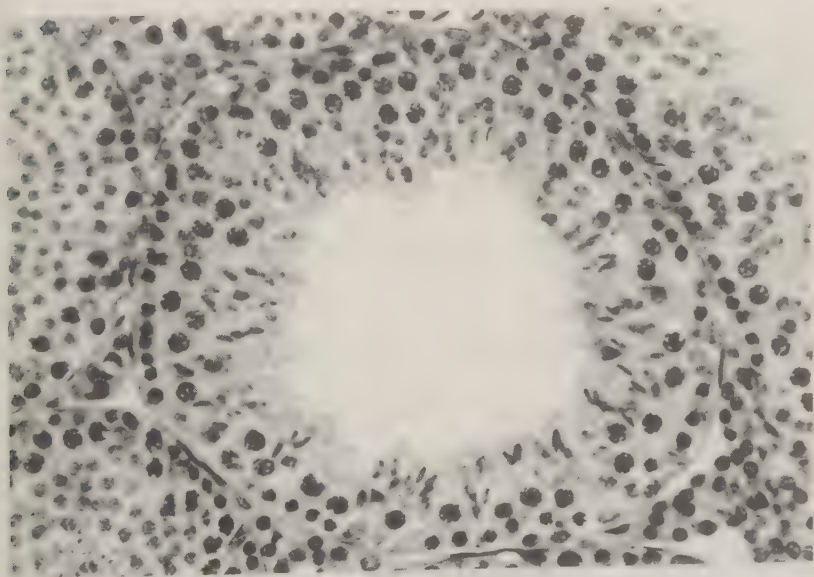


Abb. 7: Hodentubulus im Querschnitt. HE-Färbung, 400x
Phase 6.

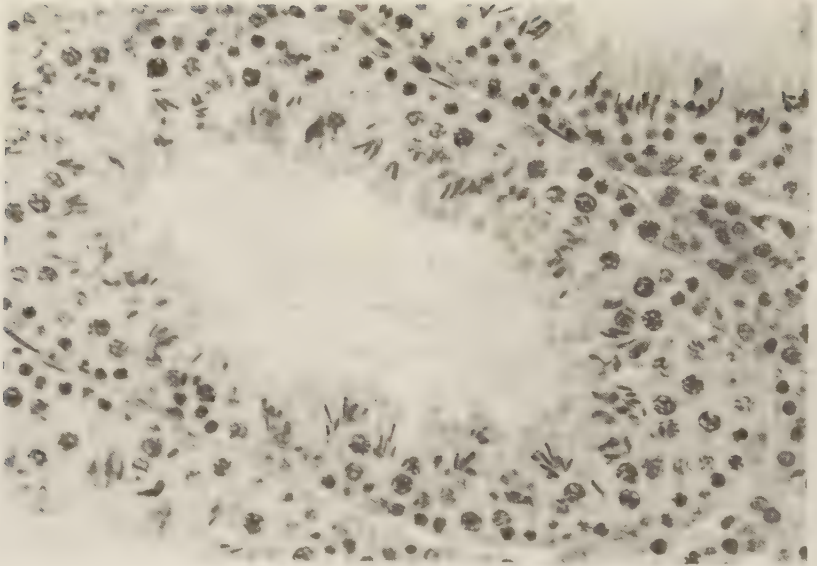


Abb. 8: Hodentubulus im Quer- bis Längsschnitt. HE-Färbung, 400x. Phase 7.

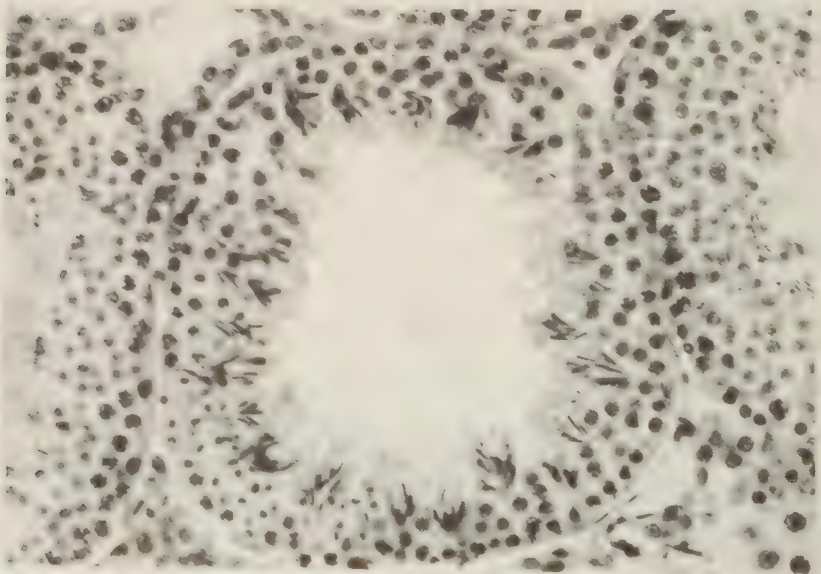


Abb. 9: Hodentubulus im Querschnitt. HE-Färbung, 400x.

3.3 Dauer des Keimepithelzyklus und Dauer der einzelnen Phasen

3.3.1 Material und Methode

3.3.1.1. Versuchsanordnung und Herstellung der Autoradiogramme

Um eine volle Hodenentwicklung bei den Versuchstieren zu erreichen, wurden 16 männliche Hamster 3 Monate lang unter Langtagbedingungen gehalten. Vor Beginn der Autoradiographie wurde unter Halothannarkose durch Palpation die Hodengröße kontrolliert. Die Tiere erhielten eine intraperitoneale Injektion von Methyl- ^3H -Thymidin (Radiochemical Centre, Amersham, spezifische Aktivität 22C/m Mol). Die Dosis betrug $2\mu\text{C/g}$ Körpergewicht. Zwei Tiere wurden eine Stunde, jeweils zwei weitere am 1., 3., 6., 12., 18., 24. und 30. Tag nach der Injektion getötet. Von den Schnitten der rechten Hoden wurden Autoradiogramme (Methode S. Prinzen, 1972) hergestellt. Als photographische Emulsion diente ein Stripping-Film (AR 10, Kodak). Nach einer Expositionszeit von 30 Tagen wurden die Autoradiogramme mit Hämalaun gefärbt.

3.3.1.2. Auswertung der Autoradiogramme

Bei zehn der mit ^3H -Thymidin behandelten Tiere (getötet am 1., 3., 6., 12. und 18. Tag nach der Injektion) wurde jeweils ein Hodenschnitt zur Bestimmung der relativen Frequenzen der Phasen verwandt. Alle Phasen eines Schnittes wurden ausgezählt. Die Häufigkeiten der Einzelphasen wurden in Prozent der Gesamtzahl der Phasen pro Schnitt angegeben.

Anschließend wurde der mittlere Prozentsatz der Phasen für die 10 Schnitte bestimmt.

Der Berechnung der Dauer des Keimepithelzyklus lag eine Einteilung des Zyklus in acht gleich lange Abschnitte zugrunde (theoretische Phasendauer). Aus dem Vorkommen der Phasen mit markierten Zellen zu den Untersuchungszeiten ließ sich auf die Anzahl durchlaufener Phasen pro ^3H -Inkorporationsintervall schließen. Dabei wurden sowohl Tubulusquerschnitte als auch Tubuluslängsschnitte berücksichtigt. Phasen mit Zellen, die weniger als 4 Silberkörner enthielten, wurden nicht als spezifisch markiert angesehen. Bei der Berechnung der Dauer des Keimepithelzyklus wurde jeweils die Phase gewertet, welche die am weitesten entwickelten markierten Zellen enthielt. Zudem wurden nur diejenigen Phasen als Parameter für die ^3H -Inkorporation herangezogen, die häufiger als 4 mal pro Hodenschnitt markiert waren. Die theoretische Phasendauer ergab sich als Quotient aus der Anzahl durchlaufener Phasen und der hierfür benötigten Zeit. Für drei ^3H -Inkorporationsintervalle (0 bis 6 Tage, 6 bis 12 Tage, 12 bis 18 Tage) wurden die theoretischen Phasenlängen bestimmt. Aus diesen wiederum wurde eine mittlere theoretische Phasendauer errechnet. Die Dauer des Keimepithelzyklus ergab sich aus der Multiplikation der mittleren theoretischen Phasendauer mit 8.

Die prozentualen Häufigkeiten der einzelnen Phasen (relative Frequenzen) wurden mit dem prozentualen Anteil an der Dauer des gesamten Keimepithelzyklus gleichgesetzt. Hierdurch konnte die reale Dauer der Phasen errechnet werden (vgl. Tab. 2).

3.3.2 Ergebnisse

In den Hodenschnitten von Hamstern, die nach 1 Stunde getötet wurden, waren die Spermatozyten I im Präleptotän in der Phase 4 die am weitesten entwickelten markierten Zellen (Abb. 10 und 11). Nach 6 Tagen Versuchsdauer waren es die Spermatozyten I im Pachytän in der Phase 3 (Abb. 10 und 12), die in die Berechnung eingingen, nach 12 Tagen die Spermatiden in der Phase 2 (Abb. 10 und 13) und nach 18 Tagen die Spermien in der Phase 1 (Abb. 10 und 14). Nach 24 Tagen Versuchsdauer traten die letzten markierten Spermien in der Phase 3 und Phase 4 (Abb. 10 und 15) auf. Das bedeutet, daß alle höher entwickelten markierten Zellen bereits das Tubuluslumen verlassen hatten. Das ^3H -Inkorporationsintervall 18. bis 24. Tag wurde deshalb bei der Berechnung der theoretischen Phasenlänge nicht berücksichtigt. Nach 30 Tagen Versuchsdauer konnten keine Markierungen mehr im Keimepithel festgestellt werden. Die aus den ^3H -Inkorporationsintervallen ermittelte mittlere theoretische Phasendauer (Tab. 1) beträgt 0,857 Tage, so daß die Dauer des Keimepithelzyklus mit 6,85 Tagen angegeben werden kann.

Tab. 1 Theoretische Phasendauer berechnet aus
drei ^3H -Inkorporationsintervallen

^3H -Inkorporations- intervall (Tage)	theoretische Phasen- dauer (Tage)
0 - 6	0,857
6 - 12	0,857
12 - 18	0,857
mittlere theoretische Phasendauer = 0,857 Tage	

Nach 24 Tagen Versuchsdauer waren die letzten markierten Zellen, die Spermien, in der Phase 3 und 4. Die Dauer der Spermatogenese vom Präleptotän bis zum Abstoßen der reifen Spermien kann deshalb höchstens 24 Tage betragen. Da in diesem Spermatogeneseabschnitt genau 3 Keimepithelzyklen durchlaufen werden, kann die Dauer der Spermatozytogenese und Spermatohistogenese mit ungefähr 20 Tagen ($3 \times 6,85 = 20,55$) angegeben werden.

Für die absoluten Längen der Phasen ergaben sich die in Tab. 2 angegebenen Werte.

Tab. 2 Relative Frequenzen der Phasen und ihre Dauer

Phase	%	Dauer (Tage)	Phase	%	Dauer (Tage)
1	23.64	1,62	5	5.13	0,35
2	19.50	1,34	6	5.02	0,34
3	20.78	1,42	7	5.78	0,40
4	10.15	0,70	8	10.02	0,68

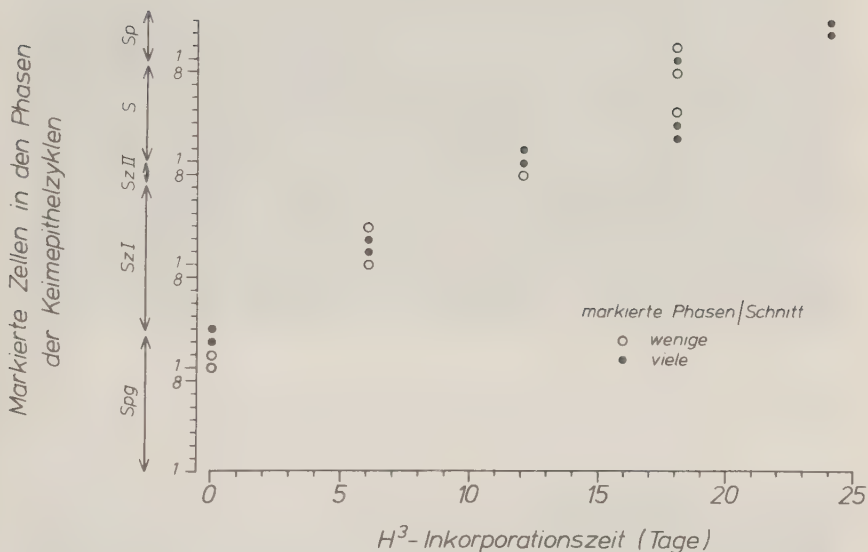


Abb. 10: Zeitlicher Verlauf der Zellmarkierungen in den Phasen des Keimepithelzyklus.

● = mehr als 4 Phasen pro Hodenschnitt, die markierte Zellen enthielten; ○ = 4 Phasen bzw. weniger als 4 Phasen, die markierte Zellen enthielten. (Spg) Spermatogonien, (SzI) Spermatozyten I, (SzII) Spermatozyten II, (S) Spermatisiden, (Sp) Spermien.

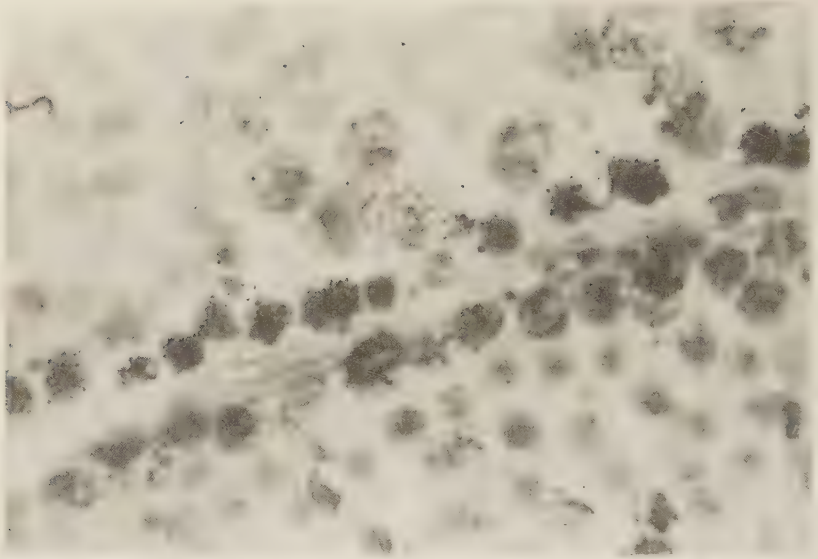


Abb. 11: Ausschnitt eines Hodentubulus nach 1 Stunde ^3H -Inkorporation, 1200x. Markierte Spermatozyten I im Präleptotän in der Phase 4.

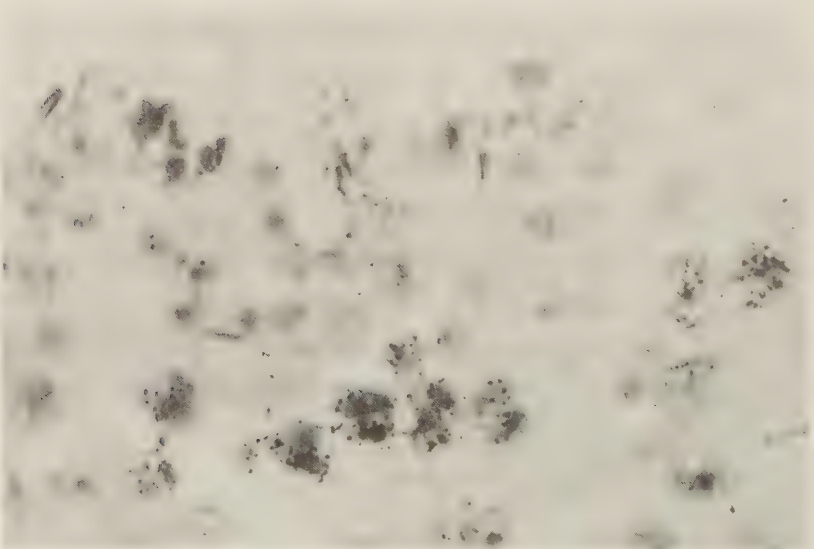


Abb. 12: Ausschnitt eines Hodentubulus nach 6 Tagen ^3H -Inkorporation, 1200x. Markierte Spermatozyten I im Pachytän in der Phase 3.

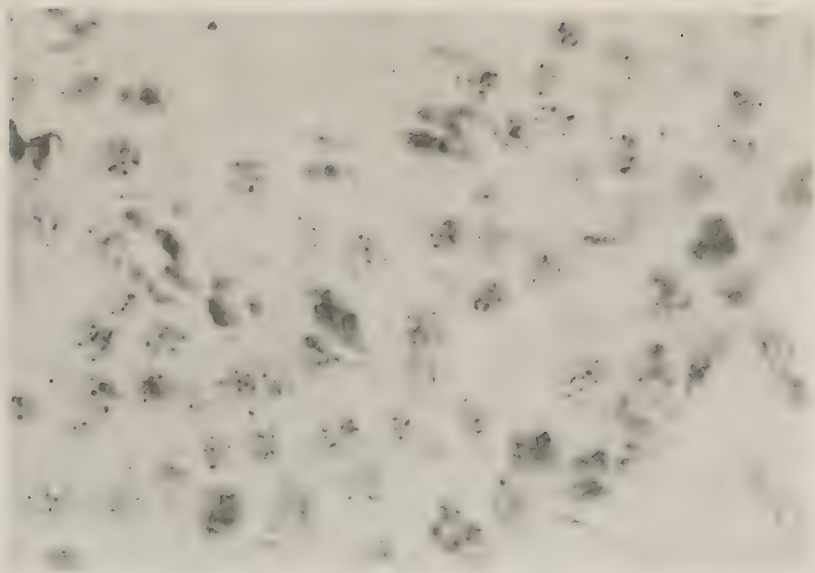


Abb. 13 Ausschnitt eines Hodentubulus nach 12 Tagen,
 ^3H -Inkorporation, 1200x. Markierte Spermatiden
in der Phase 2.

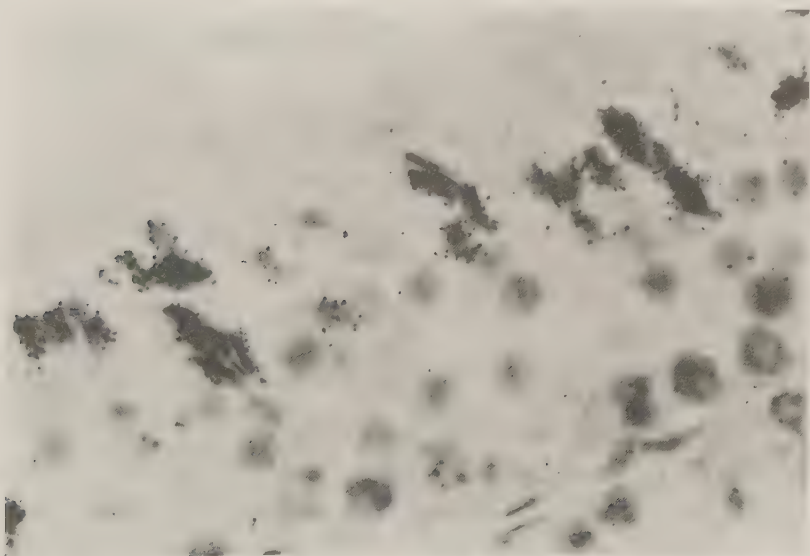


Abb. 14 Ausschnitt eines Hodentubulus nach 18 Tagen,
 ^3H -Inkorporation, 1200x. Markierte Spermien in
der Phase 1.

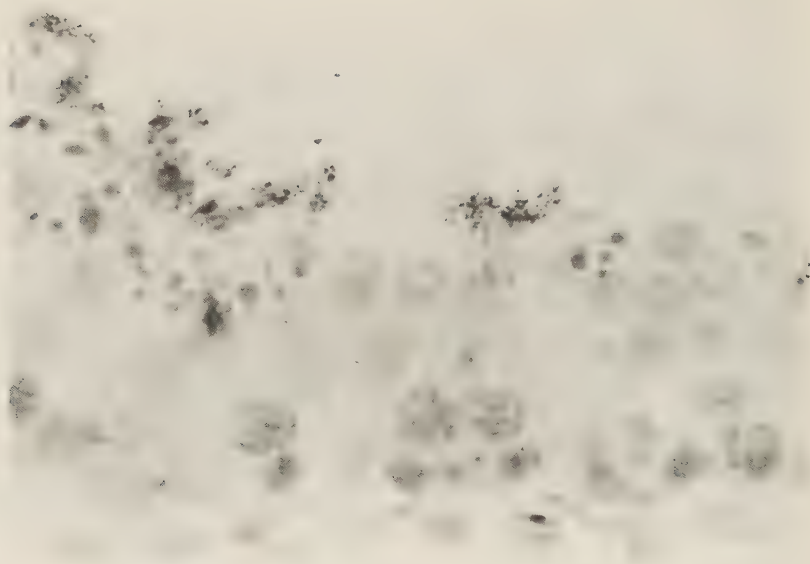


Abb. 15 Ausschnitt eines Hodentubulus nach 24 Tagen ^3H -Inkorporation, 1200x. Markierte Spermien in der Phase 4.

3.4 Beeinflussung männlicher Gonaden durch die Photo- periode während der Jugendentwicklung

3.4.1 Material und Methode

3.4.1.1 Versuchsanordnung

Jungtiere wurden vom 1. Lebenstag an unter Kurz- und Langtagbedingungen gehalten. Die Tiere stammten ab von 15 Elternzuchtpaaren, die unter langen Photoperioden (LD 16:8) gehalten wurden. Neugeborene konnten durch eine tägliche Kontrolle am Vormittag festgestellt werden. Das Geburtsdatum des Wurfes wurde auf den Kontrolltag festgelegt. Dadurch war es möglich, die Neugeborenen innerhalb von 24 Stunden in den Versuch zu nehmen. Sie verblieben dann mit ihren Eltern im Langtag oder kamen ebenfalls zusammen mit ihren Eltern in den Kurztag. Ab dem 21. Lebenstag wurden junge Männchen in Einzelkäfigen gehalten. Vom 1. bis zum 40. Lebenstag wurden aus beiden Lichtbedingungen jeweils 2 Tiere pro Tag getötet und Körpergewicht und Hodengewicht bestimmt. Wurfgeschwister wurden in weit auseinanderliegenden Altersabständen genommen.

3.4.1.2 Histometrische Untersuchungen

Die histologische Aufarbeitung der Hoden ist unter 3.1 angegeben. Die Messung des Tubulusdurchmessers erfolgte mit Hilfe eines geeichten Meßokulars. Von jedem Hoden wurden 50 möglichst runde Tubulusquerschnitte ausgemessen. Der Mittelwert eines einzelnen Tubulusdurchmessers ergab sich aus der Messung zweier senkrecht aufeinander stehender Durchmesser. Aus den 50 Einzelwerten konnte dann der mittlere Tubulusdurchmesser eines Hodens ermittelt werden.

3.4.1.4 Statistik

Die statistische Auswertung erfolgte mit dem U-Test nach Wilcoxon, Mann und Whithney (Lienert, 1973). Es wurden jeweils 6 Meßwerte aus jeder Beleuchtungsbedingung zusammengefaßt, für das Hodengewicht Werte über 3 Lebenstage und für den Tubulusdurchmesser über 5 Lebenstage. Beim statistischen Vergleich der Ergebnisse wurden die Gruppen immer um einen Tag (Hodengewicht) bzw. um zwei Tage (Tubulusdurchmesser) verschoben. Ein signifikanter Unterschied wurde bei $p \leq 0,05$ angenommen.

3.4.2 Ergebnisse

Anhand der in 3.4.1.4 beschriebenen Methode wurde beim Hodengewicht und dem Tubulusdurchmesser der Zeitpunkt bestimmt, an dem Unterschiede zwischen Kurz- und Langtagtieren auftraten. Beim prozentualen Anteil des Germinativums und bei der Tubuluslänge wurde auf eine derartige statistische Auswertung verzichtet, da aus den Ergebnissen zu ersehen ist, daß der Verlauf beider Hodenstrukturen im wesentlichen dem des Hodengewichts und des Tubulusdurchmessers entspricht.

3.4.2.1 Hodengewicht

Bis zum Alter von ca. 14 Tagen verläuft die Entwicklung unter beiden Lichtbedingungen gleich (Abb. 16 und Tab. 3 des Anhangs). Dann trennen sich die Gewichtskurven. Im Altersabschnitt vom 16. bis zum 18. Lebenstag ist zum ersten Mal ein statistisch signifikanter Unterschied ($p \leq 0,05$) nachweisbar. Bei höherem Alter wird der Unterschied immer größer. Unter Langtagbedingungen kommt es zu einem stetigen Anstieg des Hoden-

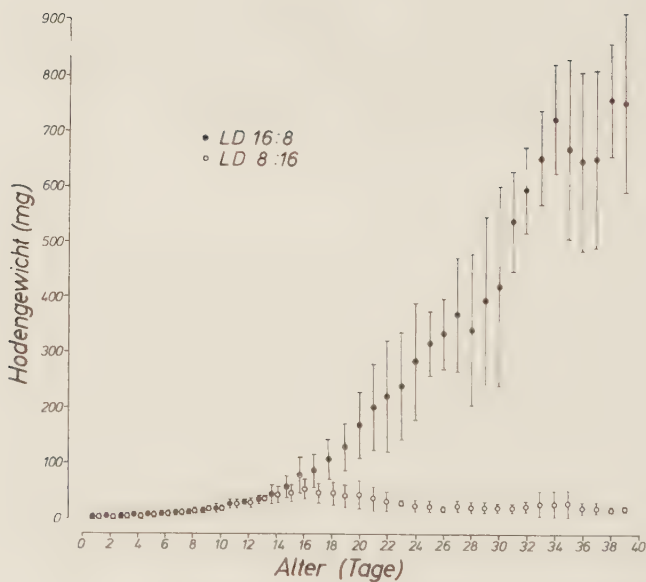


Abb. 16: Hodengewichtsentwicklung (dargestellt ist die Summe des Gewichts beider Hoden) unter langen (LD 16:8) und unter kurzen Photoperioden (LD 8:16). Angegeben ist der gleitende Mittelwert (1:1:1) über drei Tage mit der Standardabweichung. Jeder Punkt repräsentiert 6 Tiere.

gewichts, wobei im Zeitraum vom 34. bis zum 40. Lebenstag ein Plateau erreicht ist. Bei Tieren, die im Kurztag aufgewachsen sind, ist zwischen dem 15. und 20. Lebenstag ein Maximum im Hodengewicht zu erkennen. Danach setzt ein rückläufiger Prozeß ein. Die Hoden verbleiben dann auf einem Gewichtsstand, der mit dem vom 10. Lebenstag vergleichbar ist. Es sei darauf hingewiesen, daß das Hodengewicht bei gleichaltrigen Tieren eine starke Streuung aufweist.

3.4.2.2 Tubulusdurchmesser

Der Tubulusdurchmesser wurde bei jeweils 2 Tieren pro Tag im Abstand von 2 Tagen gemessen. Er zeigt (Abb. 17, Tab. 3 des Anhangs) bei Tieren aus dem Lang- und Kurztag einen ähnlichen Verlauf wie das Hodengewicht. Bis zum Alter von ungefähr 12 Tagen kann auch hier eine gleichverlaufende Entwicklung angenommen werden. Danach werden die Zunahmen im Tubulusdurchmesser bei Tieren aus dem Kurztag geringer. Ein statistisch signifikanter Unterschied ($p \leq 0,05$) zwischen beiden Gruppen ergibt sich im Alter von 14 bis 18 Tagen. Danach wurde auch hier der Unterschied immer größer.

Bei Tieren aus dem Langtag kommt es vom 1. bis ungefähr zum 32. Lebenstag zum stetigen Anstieg des Tubulusdurchmessers, ab dem 32. Tag bleibt er in etwa gleich. Bei Tieren aus dem Kurztag zeigt sich ein Maximum zwischen dem 16. und dem 20. Lebenstag. Ab dem 22. Tag nimmt der Durchmesser wieder ab und erreicht um den 26. Tag ein Plateau.

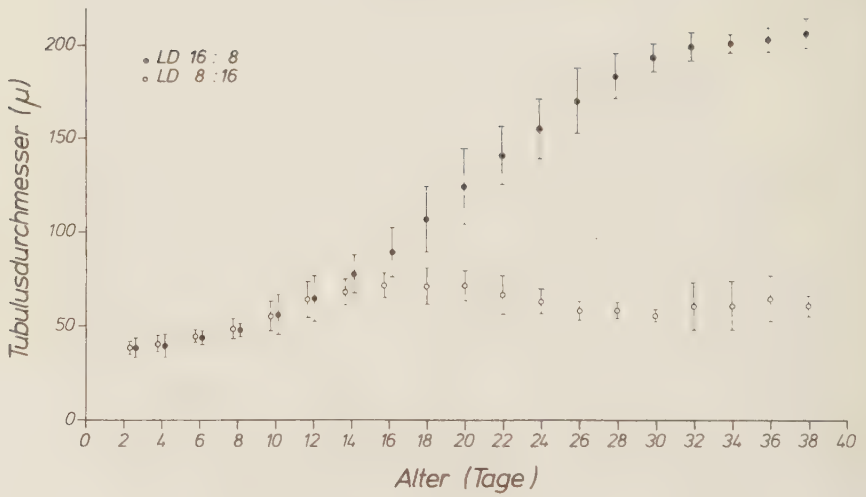


Abb. 17: Tubulusdurchmesser in Abhängigkeit vom Alter bei Tieren, die unter Langtag- (LD 16:8) und Kurztagbedingungen (LD 8:16) gehalten wurden. Angegeben ist der gleitende Mittelwert (1:1:1) über drei Meßtage mit der Standardabweichung. Jeder Punkt repräsentiert 6 Tiere.

3.4.2.3 Prozentualer Anteil des Germinativums

Der prozentuale Volumenanteil des Germinativums am Hodengewebe (Abb. 18 und Tab. 4 des Anhangs) zeigt bei den Tieren aus dem Kurztag und aus dem Langtag gleiche Zunahme bis ungefähr zum 16. Lebenstag. Ein unterschiedlicher Verlauf der beiden Kurven wird ab den folgenden Tagen deutlich. Bei Tieren im Kurztag läßt sich vom 18. bis zum 20. Lebenstag eine rückläufige Tendenz feststellen. Im Altersabschnitt vom 24. bis 40. Lebenstag bewegt sich der prozentuale Volumenanteil des Germinativums auf einem gleichbleibendem Niveau von 82% bis 85%. Bei Tieren im Langtag ist der maximale Volumenanteil schon ab dem ca. 20. Lebenstag erreicht. Das bedeutet, daß die Zunahme des Hodengewichts im Zeitraum vom 20. bis zum 40. Lebenstag auf proportionaler Zunahme beider Gewebeanteile, des Interstitiums und des Germinativums, beruhen muß.

Ein Vergleich der Jungtiere mit adulten Tieren, die unter natürlicher Photoperiode gelebt hatten und im Sommer bzw. im Winter getötet wurden, zeigt, daß der prozentuale Volumenanteil des Germinativums der Jungtiere mit dem von adulten "Winter-" bzw. "Sommertieren" gleichzusetzen ist (s. Tabelle 5 des Anhangs).

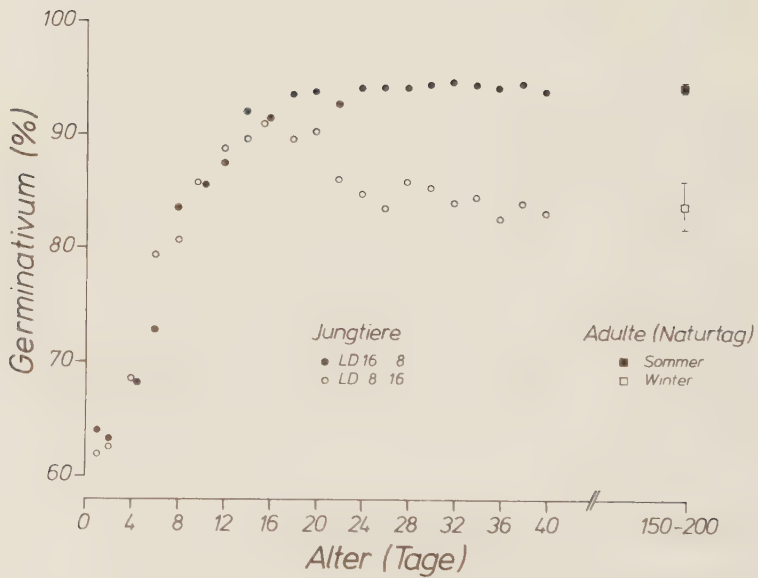


Abb. 18: Links: Prozentualer Anteil des Germinativums am Hodenparenchym von Jungtieren, die unter Lang- (LD 16:8) oder Kurztagbedingungen (LD 8:16) gehalten wurden. Jeder Punkt repräsentiert die Messung an einem Tier. Rechts: Werte für adulte Tiere, die unter natürlicher Photoperiode gehalten wurden. Jedes Quadrat repräsentiert den Mittelwert von 6 (Sommer) bzw. 5 (Winter) Tieren mit der Standardabweichung.

3.4.2.4 Tubuluslänge

Die Tubuluslänge (Abb. 19), berechnet für Tiere im Lang- und Kurztag, weist eine sehr viel stärkere Streuung auf als der prozentuale Volumenanteil des Germinativums und des Tubulusdurchmessers. Die beiden Kurven zeigen aber auch hier wieder den gewohnten Verlauf. Bei Tieren aus dem Langtag ist ein stetiger Anstieg zu verzeichnen. Ein Vergleich mit adulten Tieren deutet darauf hin, daß die Tubuluslänge nach dem 40. Lebenstag kaum noch eine Veränderung erfährt. Bei Tieren aus dem Kurztag macht sich die Reaktion auf die Photoperiode in Bezug auf die Tubuluslänge etwas später bemerkbar als bei den anderen gemessenen Hodenstrukturen. Die starke individuelle Streuung (s. Tab. 4 des Anhangs) läßt aber eine sichere Aussage hierüber nicht zu. Die Trennung der Kurven zeichnet sich ab dem 20. bis 22. Lebenstag ab.

Die Tubuluslänge von Jungtieren aus dem Kurztag ist ab dem 40. Lebenstag ebenfalls mit der adulter "Wintertiere" vergleichbar (s. Tab. 5 des Anhangs). Das bedeutet, daß bei der herbstlichen Regression der Hoden auch die Tubuluslänge abnimmt und in etwa den gleichen Wert erreicht wie bei Jungtieren, die im Kurztag aufgewachsen sind.

3.4.2.5 Spermatozyten I im Leptotän

Die leptotänen Spermatozyten nehmen unter Langtagbedingungen bis ungefähr zum 20. Lebenstag kontinuierlich zu (Abb. 20 und Tab. 6 des Anhangs). Danach bleibt ihre Anzahl im wesentlichen konstant. Ab dem 15. Lebenstag ist schon ein Unterschied in der Spermatozytenanzahl zwischen Kurz- und Langtagtieren

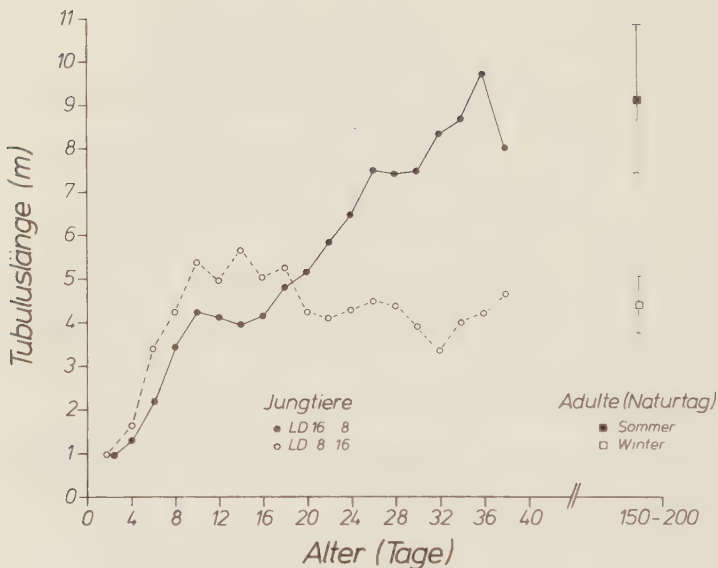


Abb.19: Links: Tubuluslänge von Jungtieren, die unter Lang- (LD 16:8) und Kurztagbedingungen (LD 8 : 16) gehalten wurden. Jeder Punkt repräsentiert den gleitenden Mittelwert (1:1:1) über 3 Meßtage. Rechts: Tubuluslänge von adulten Tieren, die unter natürlicher Photoperiode gehalten wurden. Jedes Quadrat repräsentiert den Mittelwert von 6 (Sommer) bzw. 5 (Winter) Tieren mit der Standardabweichung.

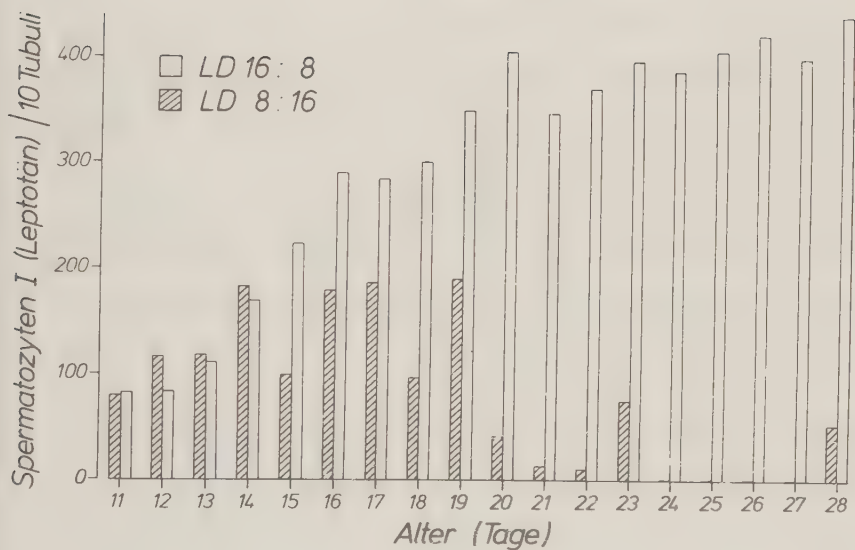


Abb. 20: Anzahl der Spermatozyten I im Leptotän pro 10 Tubulusquerschnitte im Hoden von Jungtieren, die unter Langtag- (LD 16:8) und Kurztagbedingungen (LD 8:16) gehalten wurden. Eine Säule repräsentiert den Mittelwert der Spermatozytenanzahl zweier Tiere.

festzustellen. Ab dem 20. Lebenstag nimmt ihre Anzahl bei Kurztagtieren abrupt ab. Vom 24. bis zum 28. Lebenstag lassen sich nur noch bei einigen wenigen Tieren Hodenschnitte finden, die 10 Tubulusquerschnitte mit leptotänen Spermatozyten enthalten.

3.4.2.6 Zelldegenerationen

Ein Maß für das Ablaufen von Zelldegenerationen stellte die Anzahl der Kernpyknosen von Spermatogonien und Spermatozyten dar (Abb. 21 und Tab. 6 des Anhangs). Kernpyknosen von Spermatischen wurden nicht berücksichtigt, da die Entwicklung des Keimepithels unter Kurztagbedingungen nur in Ausnahmefällen bis zu den Spermatischen reicht. Eine Reaktion auf die kurze Photoperiode findet sich im Gegensatz zu allen anderen gemessenen Parametern schon ab dem 13. und 14. Lebenstag. Unter Kurztagbedingungen kommt es bis zum 16. Lebenstag zum kontinuierlichen Anstieg der Zelldegenerationen. Ab dem 17. Lebenstag wird eine abrupte Zunahme um ein Vielfaches der Vortagswerte deutlich und ab dem 21. Tag ist ein kontinuierlicher Abfall zu verzeichnen. Der Abfall der Kernpyknosen ist mit der Verringerung der Spermatozytenanzahl (Abb. 20) zu erklären. Unter Langtagbedingungen läßt sich im Bereich vom 13. bis zum 24. Lebenstag eine geringfügige Zunahme der Zelldegenerationen feststellen.

Ein Vergleich der histologischen Bilder von Tieren im Alter von 23 Tagen ergibt einen erheblichen Unterschied im Tubulusdurchmesser und im Entwicklungszustand des Keimepithels bei Kurz- und Langtagtieren (Abb. 22 und 23).



Abb. 21: Anzahl der Kernpyknosen im Bereich der Spermatogonien (Spg) und Spermatozyten (Sz) ausgezählt in 10 mikroskopischen Blickfeldern. Eine Säule repräsentiert den Mittelwert von jeweils 4 Tieren aus dem Lang- (LD 16:8) bzw. Kurztag (LD 8:16). Die Langtaggruppe vom 19. und 20. Tag enthält einen Wert, der mit 283 Kernpyknosen/10 Blickfelder deutlich als Ausreißer gekennzeichnet ist (s. Tab. 6 des Anhangs). Es wird angenommen, daß es sich um einen pathologischen Prozeß im Hoden dieses Tieres handelt. Der Mittelwert dieser Gruppe einschließlich Ausreißer ist als weit gestrichelte Säule, der ohne Ausreißer als offene Säule angegeben.

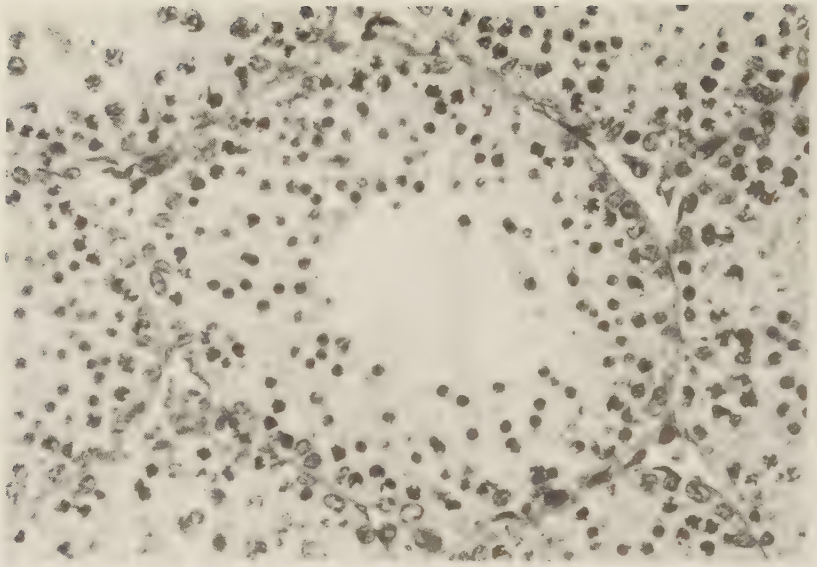


Abb. 22: Tubulus eines 23 Tage alten Tieres aus dem Langtag.
HE-Färbung, 400x.

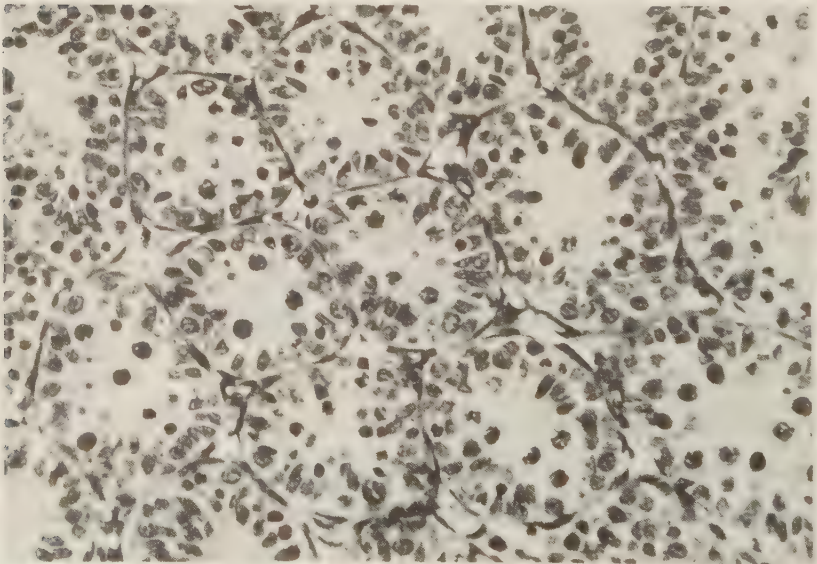


Abb. 23: Tubuli eines 23 Tage alten Tieres aus dem Kurztag.
HE-Färbung, 400x.

Bei Langtagtieren sind die am weitesten entwickelten Zellen die jungen Spermatiden, die in erheblicher Anzahl vorhanden sind. In den Tubuli von Kurztagtieren sind dagegen neben Sertoli-Zellen Spermatogonien und nur wenige Spermatozyten I zu erkennen. Außerdem finden sich die oben beschriebenen Kernpyknosen. Im Alter von 31 Tagen wird der Unterschied noch drastischer (Abb. 24 und 25). Bei Langtagtieren verlassen erstmals die reifen Spermien das Tubuluslumen. Der erste Spermatogenesezyklus ist damit abgeschlossen. Bei Tieren aus dem Kurztag besteht das Keimepithel fast ausschließlich aus Spermatogonien und Sertoli-Zellen. Nur in einigen wenigen Tubuli treten noch Spermatozyten I auf.

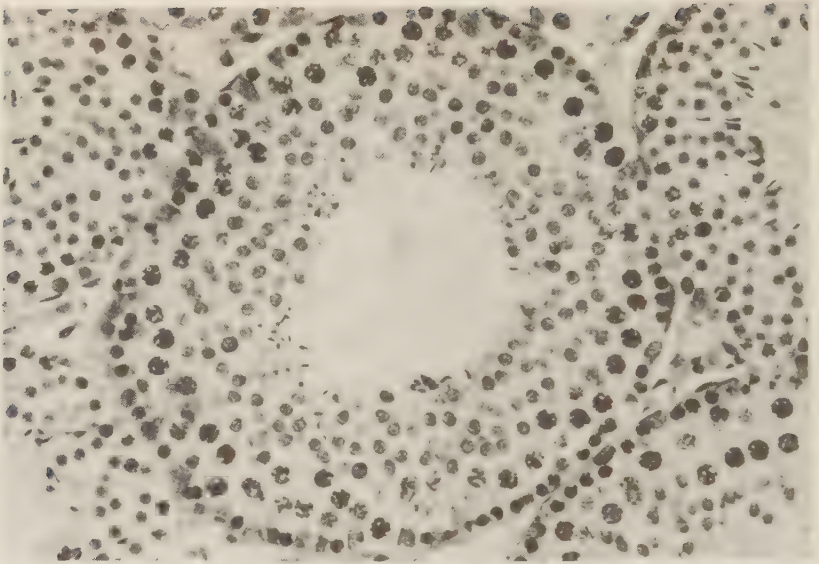


Abb. 24: Tubulus eines 31 Tage alten Tieres aus dem Langtag.
HE-Färbung, 400x.

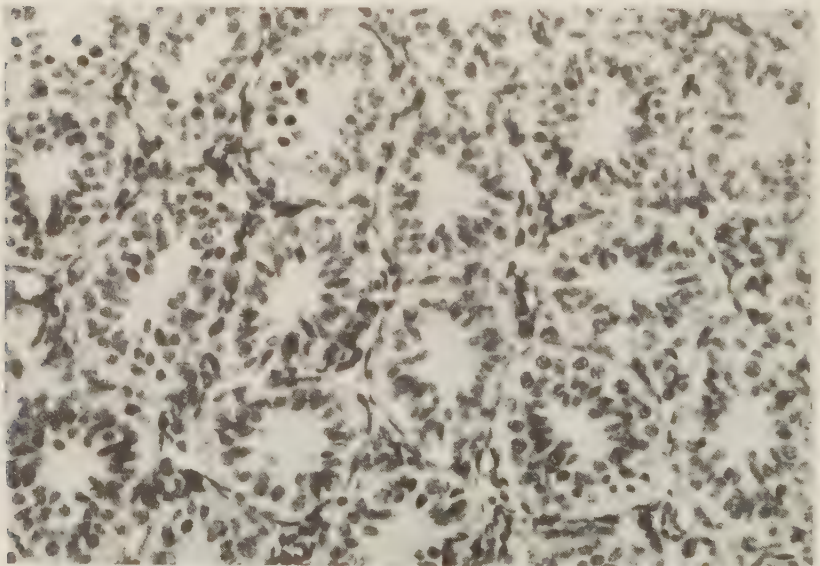


Abb. 25: Tubuli eines 31 Tage alten Tieres aus dem Kurztage.
HE-Färbung, 400x.

4. DISKUSSION

4.1 Keimepithelzyklus

In der vorliegenden Untersuchung am Dsungarischen Hamster wurde der Keimepithelzyklus wie auch schon bei anderen Säugetierarten, so beim Bullen und Schafbock (Ortavant, 1959; Berchtold, 1963), beim Eber (Swiestra, 1968) und bei der Wühlmaus (Grocock und Clarke, 1975) in 8 Phasen eingeteilt.

Die Aufteilung der Phasen des Keimepithelzyklus erfolgt in der Regel nach dem Entwicklungszustand der Spermatiden während ihrer Transformation. Der Einteilung und der Begrenzung der Phasen liegt eine gewisse Willkür zugrunde. So unterscheiden Leblond und Clermont (1952) bei der Ratte 14 verschiedene Zellassoziationen (siehe auch Hilscher und Hilscher, 1969), beim Goldhamster wurde der Keimepithelzyklus in 13 Phasen eingeteilt (Clermont, 1954).

Ähnliche Phasen werden auch bei gleicher Unterteilung des Keimepithelzyklus unterschiedlich benannt. Einige Autoren bezeichnen das erste Zustandsbild nach Abstoßen der reifen Spermatiden als Phase 1. In der vorliegenden Untersuchung ist die Phase 1 durch das Auftreten der neugebildeten Spermatiden nach Abschluß der 2. Reifeteilung gekennzeichnet (s. auch Berchtold, 1963; Leidl, 1968). Diese Einteilung erscheint sinnvoll, da so die morphologischen Veränderungen der Spermatiden während ihrer Transformation mit Beginn der Phase 1 Phase für Phase abgelesen werden können. Es sei betont, daß sich bei den verschiedenen Arten und Autoren die einzelnen Phasen bei gleicher Aufteilung des Keimepithelzyklus nur in

etwa entsprechen. Sie sind nicht ganz identisch, da Beginn und Ende einer Phase nicht zu genau demselben Zeitpunkt gesehen werden. So entspricht die Phase 1 beim Dsungarischen Hamster ungefähr der Phase 4 bis Phase 5 bei der Feldmaus.

Ein qualitativer Vergleich des Keimepithelzyklus beim Dsungarischen Hamster mit dem bei der Wühlmaus (s. Grocock und Clarke, 1975) und beim Goldhamster (s. Clermont, 1954) bietet sich an, da die drei Arten in biologischer Hinsicht Übereinstimmungen zeigen (Paarungssaison, deutliche Reaktion auf die Photoperiode). Zudem ist bei allen drei Species die Dauer des Keimepithelzyklus recht kurz.

Abgesehen von kleinen Unterschieden ergibt sich im wesentlichen ein übereinstimmendes Bild. Die Dauer des Leptotänstadiums scheint jedoch bei der Wühlmaus etwas länger und die des Zygotänstadiums etwas kürzer als beim Dsungarischen Hamster zu sein. Ein direkter Vergleich ist nicht möglich, da Beginn und Ende der einzelnen Phasen von den Autoren nicht völlig gleich angesprochen werden.

4.2 Dauer des Keimepithelzyklus

Die Dauer des Keimepithelzyklus ist mit 6,85 Tagen beim Dsungarischen Hamster auffallend kurz. Bei den bisher untersuchten Tierarten liegt die Zykluslänge zwischen 6,7 Tagen bei der Röteldmaus und 17,0 Tagen beim Chinesischen Hamster (s. Tab. 7).

Tab. 7

Dauer des Keimepithelzyklus bei einigen Säugetierarten

Species	Dauer des Keim- epithelzyklus (Tage)	Autor
Chinesischer Hamster	17,0	Quod und de Rooij (1976)
Mensch	16,0	Heller und Clermont (1964)
Rind	13,5	Hochereau et al. (1964)
Wistarratte	12,8	Hilscher und Hilscher (1969)
Sherman Ratte	12,0	Clermont et al. (1959)
Schaf	10,4	Ortavant (1956) Hochereau et al. (1964)
Hausmaus	8,6	Oakberg (1956)
Goldhamster	8,7	Clermont und Trott (1969)
Feldmaus (<i>Microtus agrestis</i>)	7,9	Grocock und Clarke (1976)
Dsungarischer Zwerg- hamster (<i>Phodopus sungorus</i> Pallas)	6,8	diese Arbeit
Rötelmaus (<i>Clethrionomys glareolus</i>)	6,7	Grocock und Clarke (1976)

Beim Chinesischen Hamster ist neben der Länge des Keimepithelzyklus eine weitere Besonderheit bekannt. Im Gegensatz zu anderen Kleinnagern können bei dieser Art eindeutig zwei Generationen von B-Spermatogonien beschrieben werden (Quod und de Rooij, 1976).

Dies weist darauf hin, daß die Regulation der Spermienproduktion auf drei Wegen erreicht werden kann. Ein Weg ist die Spermatogonienproliferation. Je mehr Spermatogonien in den Proliferationsprozeß eingeschaltet sind, desto mehr reife Spermien werden pro Zeiteinheit gebildet. Zum anderen kann dies auch durch einen kurzen Keimepithelzyklus erreicht werden, wie er beim Dsungarischen Hamster und bei anderen Kleinnagern vorliegt (vergl. Tab. 7). Als dritte Möglichkeit der Regulation der Spermienproduktion kann die Degeneration von Zellen des Keimepithels angeführt werden.

Ein kurzer Keimepithelzyklus ermöglicht auch eine rasche sexuelle Entwicklung, was insbesondere für Arten notwendig ist, die eine begrenzte Fortpflanzungszeit haben und bei denen sich die Jungtiere noch in ihrem Geburtsjahr an der Reproduktion beteiligen. Die vier Arten, bei denen eine deutliche Jahresperiodik in der Fortpflanzungsaktivität auftritt, haben auch den kürzesten Keimepithelzyklus (s. Tab. 7).

4.3 Einfluß der Photoperiode auf die präpuberale Entwicklung der Hoden

Beim Dsungarischen Hamster nehmen die Hoden von Jungtieren unter langen Photoperioden von Geburt an bis zum Alter von 35 bis 40 Tagen stetig an Gewicht zu. Ab diesem Lebensalter bleibt das Hodengewicht in etwa gleich (Brackmann, 1978). Im Alter von 31 Tagen verlassen erstmals reife Spermien das Tubuluslumen (s. S. 47). Mit 35 Tagen lassen sich in Ausstrichen der Nebenhodenschwänze Spermien nachweisen (Hoffmann, 1978a). Bei Tieren, die von Geburt an unter kurzen Photoperioden gehalten werden, bleiben die Hoden klein und inaktiv (Hoffmann, 1978a; Brackmann, 1978).

In der vorliegenden Arbeit wurde versucht zu klären, welchen Gesetzmäßigkeiten das Hodenwachstum bei Dsungarischen Hamstern unterliegt, die von Geburt an unter kurzen (LD 8:16) oder langen (LD 16:8) Photoperioden gehalten wurden. Zunächst sollen die eingesetzten Verfahren kritisch besprochen werden, und zwar insbesondere unter dem Aspekt ihrer methodischen Schwächen.

Bei der Bestimmung des Tubulusdurchmessers blieb die Schrumpfung der Tubuli durch die Fixierung unberücksichtigt. Es kam bei diesen Untersuchungen darauf an, unterschiedliche Entwicklungsprozesse auf Grund relativer Veränderungen festzustellen. Die angegebenen Maße (μm) sind deshalb direkt ohne Schrumpfungsfaktor berechnet. Sie können folglich nicht als Absolutwerte angesehen werden.

Die Methode zur Bestimmung der prozentualen Gewebeanteile am Hodenparenchym geht von einer gleichmäßigen Schrumpfung aller Strukturen des Hodens aus. Soweit dies bei der angewandten Fixierungsmethode nicht der Fall ist, gingen in die Resultate über den prozentualen Anteil des Germinativums zwischen "Kurz-" und "Langtagtieren" auch unterschiedliche Schrumpfungsartefakte mit ein. Der Gewebeanteil des Germinativums ist bei Tieren aus dem Kurztag ab dem 20. Lebenstag sehr viel niedriger als bei "Langtagtieren", so daß sich insbesondere hier dieser methodische Fehler auswirken kann.

Die Gesamttubuluslänge eines Hodens wurde nach der Formel
$$L = \frac{V}{r^2 \pi}$$
 errechnet, wobei V das Volumen des Germinativums und r den Radius des Tubulus seminiferus darstellt. Die Berechnung des Volumenanteils erfolgte über den prozentualen Anteil des Germinativums am Gesamthodenvolumen. Dabei wurden Volumenanteile von Tunica albuginea und Rete testis nicht in die Berechnungen mit einbezogen. Hieraus ergibt sich ein gewisser systematischer Fehler in der Berechnung der Tubuluslänge. Darüberhinaus gehen auch die bisher erörterten Fehler für die Ermittlung der prozentualen Gewebeanteile und des Tubulusdurchmessers in die Werte für die Gesamttubuluslänge mit ein.

Auf Grund dieser methodischen Schwierigkeiten sind die gefundenen Daten nur als Näherungswerte zu betrachten. Der Unterschied in den Hodenstrukturen beider Versuchsgruppen ist jedoch so erheblich, daß die Aussagen dieser Untersuchung dadurch nicht beeinträchtigt werden.

4.3.1 Reaktion auf lange Photoperioden

Unter Langtagbedingungen kommt es zum stetigen Anstieg des Hodengewichts. Im Alter von 40 Tagen liegt es durchschnittlich bei 750 mg (Gewicht beider Hoden). Das entspricht dem Hodengewicht von adulten Tieren während der Paarungssaison im Sommer (Hoffmann, 1978b). Feldmäuse, die von Geburt an unter langen Photoperioden gehalten werden, zeigen eine ähnliche Entwicklung. Das endgültige Hodengewicht wird aber erst um den 60. Lebenstag erreicht (Thibault et al., 1966). Das bedeutet, daß die Geschlechtsreife etwas später eintritt als beim Dsungarischen Hamster. Auch unter natürlichen Lichtbedingungen kann eine derartige Stimulation der Gonaden durch lange Photoperioden festgestellt werden. So zeigen Feldhasen, die in der frühen Paarungssaison geboren werden, ebenfalls eine stetige Zunahme der Hodengröße. Die Hoden erreichen allerdings nicht das Gewicht von adulten, fertilen Tieren (Lincoln und Mac Kinnon, 1976).

Der Tubulusdurchmesser bei den Hamsterjungen steigt parallel zum Hodengewicht an und erreicht seine maximale Größe (ca. 200µm) etwa um den 32. Lebenstag. Untersuchungen von Hoffmann (1978a) zeigen, daß der Tubulusdurchmesser bei Hamstern, die unter langen Photoperioden aufgewachsen sind, ab dem 30. Lebenstag keine Veränderung mehr erfährt. Allerdings liegen hier die Angaben für die endgültige Größe des Tubulusdurchmessers im Durchschnitt um 20µm höher als in der vorliegenden Arbeit. Der Grund dafür kann möglicherweise in einer unterschiedlichen Methode zur Feststellung des Tubulusdurchmessers gesehen werden.

Das Wachstum der Gonaden im untersuchten Zeitabschnitt wird auch in den beiden anderen gemessenen Parametern reflektiert. Die Tubuluslänge steigt vom 1. bis zum 38. bzw. 40. Lebenstag an. Bei 38 bis 40 Tage alten Jungtieren ist die Gesamttubuluslänge eines Hodens vergleichbar mit der bei adulten, fertilen Tieren. Der prozentuale Anteil des Germinativums am Hodenparenchym bleibt schon ab dem 24. Lebenstag auf einem unveränderten Niveau. Daraus läßt sich schließen, daß bei steigendem Hodengewicht die Relation zwischen germinativen und interstitiellen Gewebeanteilen gleich bleibt. Die absoluten Volumenanteile von Germinativum und Interstitium nehmen dagegen zu. Da der Tubulusdurchmesser schon ab dem 32. Lebenstag konstant bleibt, läßt sich die Zunahme des germinativen Gewebes auf ein Längenwachstum der Tubuli zurückführen.

Ab dem 11. Lebenstag können bei allen Tieren die ersten leptotänen Spermatozyten in einigen Tubuli festgestellt werden (s. Tab. 6 des Anhangs). Ihre Anzahl nimmt bei den Tieren, die unter langen Photoperioden gehalten werden, kontinuierlich bis zum 20. Lebenstag zu und ändert sich danach nicht mehr. Sie liegt bei durchschnittlich 40 Zellen pro Tubulusquerschnitt. Aus der ersten Teilungswelle der Stammspermatogonien entstehen also sehr viel weniger Zellen als in späteren Stadien der Spermatogenese. Ähnliche Ergebnisse konnten in Untersuchungen an präpubertären Rattenmännchen festgestellt werden (Clermont und Perey, 1957; Hilscher und Makoski, 1968). Die vermehrten Kernpyknosen im Altersabschnitt von 15 bis 24 Tagen sprechen dafür, daß beim Anlaufen der Spermatogenese vermehrt Zellen degenerieren, was auch mit Befunden an Rattenmännchen übereinstimmt (Hilscher und Makoski, 1968).

4.3.2 Reaktion auf kurze Photoperioden

Bis zum 12. Lebenstag verläuft die Hodenentwicklung bei im Langtag und im Kurztag gehaltenen Tieren gleich. Die früheste Reaktion auf die Photoperiode an Hoden von Tieren aus dem Kurztag läßt sich anhand der Zelldegeneration erkennen. Schon ab dem 13. Lebenstag ist die Anzahl der Kernpyknosen im Bereich der Spermatogonien und Spermatozyten (s. Tab. 6 des Anhangs) erheblich höher als bei den Tieren aus dem Langtag. Massive Zelldegenerationen lassen sich vom 17. bis zum 20. Lebenstag feststellen. Ob die niedrige Spermatozytenanzahl bei "Kurztagtieren" im Vergleich zu der bei "Langtagtieren" im Alter von 15 bis 19 Tagen (s. Tab. 6 des Anhangs) auf eine geringere mitotische Aktivität zurückzuführen ist oder ob das Stagnieren der Spermatozytenanzahl durch Zelldegenerationen zustande kommt, läßt sich auf Grund der hier durchgeführten Untersuchung nicht klären. Man kann aber davon ausgehen, daß die abrupte Abnahme der Spermatozyten I im Leptotän ab dem 20. Lebenstag auf ein Einstellen der mitotischen Prozesse im Hoden von "Kurztagtieren" zurückzuführen ist. Grocock und Clarke (1975) finden in regredierenden Hoden von adulten Feldmäusen ebenfalls eine Abnahme der Spermatozyten (sowie Spermatogonien und Spermatiden). Degenerierende Zellen wurden aber nicht ausgezählt. Die Autoren sprechen lediglich von einem Zellverlust während der mitotischen und meiotischen Phase. Auch beim Rothirsch kann im Frühjahr (hier wirken lange Photoperioden hemmend auf die Gonaden) eine derartige Reduktion aller Keimepithelzellen festgestellt werden (Hochereau-de Reviers und Lincoln, 1978).

Ab dem 16. Lebenstag deuten sich auch Unterschiede im Hodengewicht zwischen den im Langtag und im Kurztag lebenden Hamstern an. Im Kurztag steigt das Gewicht nur bis zum 16. Lebenstag an und nimmt ab dem 20. Lebenstag wieder ab (s. Abb. 16). Die Unterschiede zwischen den beiden Lichtbedingungen waren im Altersabschnitt 16. bis 18. Lebenstag statistisch signifikant. Ähnliches gilt für den Tubulusdurchmesser (s. Abb. 17) und den prozentualen Anteil des Germinativums (s. Abb. 18). Das Hodengewicht ist somit zwar ein relativ brauchbares Kriterium, um Veränderungen an den Gonaden nach photoperiodischer Beeinflussung festzustellen, quantitative histologische Untersuchungen erlauben aber eine genauere Aussage über den Zeitpunkt, zu dem die Photoperiode wirksam wird und geben darüber hinaus Auskunft über die zugrunde liegenden Vorgänge im Hoden.

Die Gesamttubuluslänge eines Hodens ist derjenige Parameter, bei dem die Reaktion auf die kurze Photoperiode am spätesten sichtbar wird. Ein Unterschied deutet sich hier ab dem 20. bis 22. Lebenstag an. Danach nimmt die Tubuluslänge bei Tieren aus dem Kurztag wieder ab und bewegt sich im Alter von 30 bis 40 Tagen auf einem gleichbleibendem Niveau (s. Abb. 19 und Abb. 20). Es läßt sich vermuten, daß die Abnahmen im Tubulusdurchmesser und in der Tubuluslänge auf einem Schrumpfungsprozeß beruhen, der durch die ziemlich abrupte Abnahme der Zellanzahl im Keimepithel verursacht wird. Gleichzeitig tritt aber auch eine Wachstumshemmung des Tubulusapparates ein. Bei der präpubertären Ratte konnte ein Einfluß des FSH auf das Tubuluslängenwachstum nachgewiesen werden (Grägel, 1974).

Da beim Dsungarischen Hamster das Wachstum des Tubulusapparates

gehemmt wird, könnten nachfolgende Untersuchungen möglicherweise die selektive Wirkung des FSH auf Hodenstrukturen genauer beschreiben.

Alle Hodenstrukturen sind mit denen von adulten Tieren nach der herbstlichen Regression vergleichbar (siehe Hoffmann 1978b und S.39 , S.41). Das bedeutet, daß der Hodenzustand von Jungtieren, die in kurzen Photoperioden aufwachsen, in etwa dem Hodenzustand entspricht, der bei adulten Tieren nach der herbstlichen Regression gefunden wird. Bei adulten Rothirschen lassen sich im Frühjahr ähnliche Veränderungen am Hodenparenchym feststellen. Hodengewicht, Tubulusdurchmesser, Tubuluslänge und absolutes Volumen des intertubulären Gewebes sind signifikant niedriger als in der Paarungssaison (Hochereau-de Reviers und Lincoln, 1978).

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß bei diesen Untersuchungen die erste Reaktion im Hoden auf kurze Photoperioden in einer Zunahme von Zelldegenerationen erkennbar wird. Etwas später wird der hemmende Einfluß auf die anderen gemessenen Hodenstrukturen deutlich. Die gleichverlaufende Entwicklung der Gonaden bei Jungtieren im Kurz- und Langtag in den ersten dreizehn Lebenstagen spricht dafür, daß es beim Dsungarischen Hamster eine von der Photoperiode unabhängige Phase im Anlaufen der Spermatogenese, insbesondere der Spermatogonienvermehrung, gibt. Dieser einmal angelaufene Entwicklungsprozeß wird durch den Einfluß kurzer Photoperioden gebremst. Untersuchungen von van Veen et al.(1978) haben ergeben, daß das Pinealorgan, das beim Dsungarischen Hamster an der photoperiodischen Steuerung beteiligt ist (Brackmann und Hoffmann, 1977), erst im Alter

von zehn Tagen die Fähigkeit besitzt, Melatonin zu synthetisieren. Das Melatonin übt im Rahmen der Übertragung kurzer Photoperioden vermutlich einen antigonadotropen Effekt aus (Brackmann, 1978).

Die beim Dsungarischen Hamster festgestellten histologischen Veränderungen in den Gonaden von Jungtieren lassen vermuten, daß es unter dem Einfluß vom kurzen Lichtbedingungen zu einer Abnahme der zirkulierenden Gonadotropine und des Testosterons kommt. Hormonbestimmungen liegen zwar nicht vor, das geringe Gewicht der akzessorischen Geschlechtsdrüsen bei Jungtieren, die im Kurztag gehalten wurden (Hoffmann, 1978a; Thibault et al., 1966), weist jedoch auf eine niedrige Testosteronsekretion hin. Bei adulten Goldhamstern konnte im Kurztag durch direkte Messungen eine Abnahme des Gonadotropin-Plasma-Spiegels sowie der Testosteronwerte gezeigt werden (Berndtson und Desjardins, 1974, Turek et al., 1975a, 1975b, 1976). Da die Wirkung kurzer Photoperioden beim Dsungarischen Hamster erst im Alter von 10 Tagen übertragen werden kann und ihr Einfluß am Hoden schon am 13. Tag deutlich wird, müssen Veränderungen im endokrinen System sehr schnell am Hoden wirksam werden. Bei hypophysektomierten Ratten treten ähnliche Effekte, insbesondere Zelldegenerationen innerhalb des Keimepithels, sehr rasch nach der Operation auf (Hall, 1970).

Eine derartige Hemmung der Pubertätsentwicklung konnte auch bei anderen Säugern festgestellt werden. So haben Lecyk (1962) bei der Erdmaus und Thibault et al. (1966) bei der Feldmaus den hemmenden Effekt der Photoperiode auf die sexuelle Entwicklung von Jungtieren nachgewiesen. Das Hodengewicht diente in diesen Untersuchungen als Kriterium für Veränderungen an

den Gonaden. Dieses läßt aber keine Schlüsse auf das Wesen der Reaktion im Hodenparenchym zu. Die Befunde von Thibault et al. (1966) machen deutlich, daß der Einfluß der Photoperiode an den Gonaden der Feldmaus im Alter zwischen zehn bis zwanzig Tagen wirksam wird. Beim Goldhamster, der als adultes Tier sehr deutliche photoperiodische Effekte aufweist, wird die sexuelle Entwicklung der Jungtiere nicht durch die Photoperiode beeinflusst (Gaston und Menaker, 1967; Reiter et al., 1970).

Aus den vorliegenden Befunden geht hervor, daß die Hodenentwicklung von präpubertären Hamstern unter dem Einfluß kurzer Photoperioden nicht verlangsamt oder verzögert ist, wie Hoffmann, 1978, auf Grund von Untersuchungen an Jungtieren ab dem 31. Lebenstag annahm. Bei den hier geschilderten Untersuchungen an jüngeren Tieren konnte gezeigt werden, daß es im Anlaufen der Spermatogenese eine von den umgebenden Lichtbedingungen unabhängige Phase der Gonadenentwicklung gibt. Dieser Prozeß wird durch den Einfluß kurzer Photoperioden unterbrochen, und es kommt sogar zu Rückbildungen innerhalb des Keimepithels. Die morphologischen Befunde lassen vermuten, daß die Reaktion auf kurze Photoperioden im Hodenparenchym von präpubertären Tieren und adulten Hamstern während der herbstlichen Regression prinzipiell gleich verläuft.

5. Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit erfolgte eine Beschreibung der Phasen sowie die Bestimmung der Dauer des Keimepithelzyklus beim Dsungarischen Zwerghamster (*Phodopus sungorus* Pallas). Weiterhin konnte der Einfluß der Photoperiode auf das Hodenparenchym von Jungtieren, die unter Kurz- (LD 8:16) und unter Langtagbedingungen (LD 16:8) gehalten wurden, deutlich gemacht werden. Dazu wurde bei Tieren im Alter von 1 bis 40 Tagen das Hodengewicht, der Tubulusdurchmesser, der prozentuale Anteil des Germinativums, die Gesamttubuluslänge, die Anzahl der Spermatozyten I im Leptotän und die Anzahl der Kernpyknosen im Bereich der Spermatogonien und Spermatozyten bestimmt.

5.1 Der Keimepithelzyklus beim Dsungarischen Hamster wurde bei lichtmikroskopischer Betrachtung in 8 Phasen unterteilt. Die einzelnen Phasen wurden beschrieben.

5.2 Die Dauer des Keimepithelzyklus wurde durch Markierung der Zellen des Keimepithels mit ^3H - Thymidin festgestellt. Sie lag bei 6,85 Tagen. Die Dauer der Spermatogenese vom Präleptotänstadium bis zum Abstoßen der reifen Spermien betrug ca. 20 Tage.

5.3 Im Altersabschnitt 16. bis 18. Lebenstag ließ sich ein signifikanter Unterschied im Hodengewicht von Tieren aus dem Kurz- und Langtag feststellen. Unter Langtagbedingungen kam es zu einem stetigen Anstieg des Hodengewichts bis zum 34. Lebenstag. Im Kurztag wies das Hodengewicht eine stagnierende

bis rückläufige Tendenz auf.

5.4. Ähnliche Befunde ergaben sich für die anderen gemessenen Hodenstrukturen. Beim Tubulusdurchmesser zeigten sich ab dem 14. bis 18. Lebenstag signifikante Unterschiede zwischen beiden Gruppen. Beim prozentualen Anteil des Germinativums zeichneten sich die Unterschiede im Alter von 16 Tagen und in der Tubuluslänge im Alter von 20 bis 22 Tagen ab.

5.5. Ab dem 13. Lebenstag war die Anzahl der Kernpyknosen bei Kurztagtieren erheblich höher als bei Tieren aus dem Langtag. Massive Zelldegenerationen traten bei Tieren aus dem Kurztag im Alter von 17 bis 20 Tagen auf. In der Anzahl der leptotänen Spermatozyten ließen sich am 15. Tag Unterschiede zwischen den Tieren aus beiden Lichtbedingungen feststellen. Bei Kurztagtieren nahm ihre Anzahl ab dem 20. Lebenstag abrupt ab.

5.6. Aus den Ergebnissen wird gefolgert, daß es in der Gonadenentwicklung beim Dsungarischen Hamster eine von der Photoperiode unabhängige Phase gibt. Bis zum 12. Lebenstag kann eine gleichverlaufende Entwicklung trotz unterschiedlicher Lichtbedingungen angenommen werden. Danach wird die Reaktion auf die Photoperiode im Hoden von Kurztagtieren anhand von Zelldegenerationen deutlich. Etwas später kann eine hemmende Wirkung kurzer Photoperioden auf das Wachstum aller gemessenen Hodenstrukturen festgestellt werden.

5. Summary

This work presents a description of the stages as well as a determination of the duration of the cycle of the seminiferous epithelium in the Djungarian Hamster (*Phodopus sungorus* Pallas). In addition, the effect of photoperiod was demonstrated on the gonadal tissue of young animals held in short- (LD 8:16) and long-day (LD 16:8) conditions.

The following parameters were investigated in animals ranging in age from 1 to 40 days: testis weight, length and diameter of the seminiferous tubules, percentage of the area occupied by the germinal epithelium, the number of leptotene spermatocytes and the number of degenerating cells in the region of spermatogonia and spermatocytes.

5.1 The cycle of the seminiferous epithelium in the Djungarian Hamster was divided up into 8 stages, as judged by light-microscope technique.

5.2 The duration of the cycle, as determined by labelling the cells with ^3H -Thymidin, was 6.85 days. The duration of spermatogenesis from preleptotene stage to the release of mature sperms was about 20 days.

5.3 Significant differences were first found in testis weight between short- and long-day animals 16 to 18 days old. Long-day conditions resulted in a continuous increase in testes weight up to 34 days in age. In short-day conditions, the testis weight tended to stagnate or decrease.

5.4. Similar results were found on other gonadal structures. Significant differences in tubule diameter occurred first between days 14 and 18. Differences in the percentage of the area occupied by the germinal epithelium were evident at an age of 16 days. The length of the tubules differed in long- and short-day animals after 20 to 22 days of age.

5.5. The number of degenerating cells in short-day animals was much higher than in long-day animals following the 13th day of life. Massive cell degeneration took place in gonads of animals in short day conditions at an age of 17 to 20 days. Leptotene spermatocytes differed in number between the animals of the two light programs after an age of 15 days. Under short days, their number decreased abruptly after 20 days of age.

5.6. It can be assumed from the results of this work that there is a photoperiodically independent stage in the gonadal growth of the Djungarian Hamster. The development up to 12 days can be considered identical in spite of the differing light conditions. After that, the short day reaction in the gonads becomes clear by the presence of cell degeneration. The inhibiting effects of short photoperiods on the other investigated testis structures can be observed somewhat later.

6. LITERATURVERZEICHNIS

- Aschoff, J. (1955): Jahresperiodik der Fortpflanzung bei Warmblütern.
Studium Generale, 8. Jahrgang, Heft 12, 742-776
- Baker, J.R. and Ranson, R.M. (1932): Factors affecting the breeding of the field mouse (*Microtus agrestis*).
I.Light-Proc.Roy.Soc. Ser. B 110, 313-322
- Bartke, A., Croft, B.T. and Dalterio, S. (1975): Prolactin restores plasma testosterone levels and stimulates testicular growth in hamsters exposed to short day-length.
Endocrinology 97, 1601-1604
- Bartke, A., Goldman, B.D., Bex, F.J. and Dalterio, S. (1978a): Mechanism of reversible loss of reproduction capacity in a seasonally-breeding mammal.
Int.J.Androl. Suppl. 2, 345-353
- Bartke, A., Hafiez, A.A., Bex, F.J. and Dalterio, S. (1978b): Hormonal interactions in regulation of androgen secretion.
Biol.Reprod. 18, 44-54
- Berndtson, W.E. and Desjardins, C. (1974): Circulating LH and FSH levels and testicular function in hamsters during light deprivation and subsequent photoperiodic stimulation.
Endocrinology 95, 195-205

Berchtold, M. (1963): Spermiogenese.

In Schaetz: Die künstliche Besamung bei den Haustieren.
Fischer Verlag, Jena 1963

Brackmann, M. (1978): Untersuchungen zur photoperiodischen
Steuerung der Jugendentwicklung beim Dsungarischen
Hamster.

Dissert. aus dem Fachbereich Biologie der Ludwig-
Maximilian Universität München

Brackmann, M. und Hoffmann, K. (1977): Pinealectomy and
photoperiod influence testicular development in the
Djungarian hamster.
Naturwissenschaften 64, 341

Breed, W.G. and Clarke, J.R. (1970): Effect of photoperiod on
ovarian function in the vole, *Microtus agrestis*.
J.Reprod.Fert. 23, 189-192

Clarke, J.R. and Kennedy, J.P. (1967): Effect of light and
temperature upon gonad activity in the vole (*Microtus*
agrestis).
Gen.Comp. Endocrinol. 8, 474-488

Clermont, Y. (1954): Cycle de l'Épithélium séminal et Mode de
Renouvellement des Spermatogonies chez le Hamster.
Revue Canadienne de Biologie 13, 208-245

Clermont, Y., Leblond, C.P. and Messier, B. (1959): Durée
du cycle de l'épithélium séminal du Rat.
Arch.Anat.Microscop.Morphol.Exptl. 48, 37-52

- Clermont, Y. and Perey, B. (1957): Quantitative study of the cell population of the seminiferous tubules in immature rats.
Amer.J.Anat. 100, 241-267
- Clermont, Y. and Trott, M. (1969): Duration of the cycle of the seminiferous epithilium in the mouse and hamster determined by means of ^3H -Thymidine and radioautography.
Fert.Steril. 20, 805-817
- Desjardins, C., Ewing, L.E. and Johnson, B.H. (971): Effects of light deprivation upon the spermatogenic and steroidogenic elements of hamster testis.
Endocrinology 89, 791-800
- Elliott, J.A. (1974): Photoperiodic regulation of testis function in the golden hamster: relation to the circadian system.
Ph.D. thesis, Univ. of Texas at Austin
- Farner, D.S. (1961): Comparative physiology: photoperiodicity.
Ann.Rev. Physiol. 23, 71-96
- Figala, J., Hoffmann, K. and Goldau, G. (1973): Zur Jahresperiodik beim Dsungarischen Zwerghamster, *Phodopus sungorus* Pallas.
Oecologia 12, 89-118
- Figarova, V. (1967): The growth of the testis under the influence of gonadotropin.
Folis morph. 15, 108-113

- Gaston, S. and Menaker, M. (1967): Photoperiodic control of hamster testis.
Science 158, 925-928
- Grägel, M. (1974): Der Einfluß von FSH auf das Wachstum der Tubuli seminiferi bei der präpubertären Ratte.
Vet.Med.Diss. München
- Grocock, G.A. and Clarke, J.R. (1975): Spermatogenesis in mature and regressed testes of the vole (*Microtus agrestis*).
J.Reprod.Fert. 43, 461-470
- Grocock, G.A. and Clarke, J.R. (1976): Duration of the spermatogenesis in the vole (*Microtus agrestis*) and bank vole (*Clethrionomys glareolus*).
J.Reprod.Fert. 47, 133-135
- Hall, P.F. (1970): Endocrinology of the Testis. In: The testis Vol. 2, eds. A.D. Johnson, W.R. Gomes and N.L. Vandemark, pp. 2-57. New York Academic Press
- Heller, C.C. and Clermont, Y. (1964): Kinetics of the germinal epithelium in man.
Recent Progr. Hormone Res. 20, 545-556
- Henning, A. (1958): Kritische Betrachtungen zur Volumen und Oberflächenmessung in der Mikroskopie.
Zeiss Werkschrift 6, 78

- Hilscher, W. and Hilscher, B. (1969): Autoradiographische Untersuchungen über die Kinetik der Spermatogenese der Wistaratte unter besonderer Berücksichtigung der Spermatocytogenese.
Z.Zellforschung 96, 625-640
- Hilscher, W. und Makoski, H.B. (1968): Histologische und autoradiographische Untersuchungen zur "Präspmatogenese" und "Spermatogenese" der Ratte.
Z. Zellforschung 86, 327-350
- Hochereau - de Reviers, M.T. Courot, M. et Ortavant, R. (1964):
Durée de la spermatogenèse chez le taureau; etude par autoradiographie testiculaire.
Proc. 5th Intern.Congr.Anim.Reprod., Trento 3, 541-549
- Hochereau - de Reviers, M.T., Loir, M. and Pelletier, J. (1976):
Seasonal variations in the response of the testis and LH levels to hemicastration of adult rams.
J.Reprod.Fert. 46, 203-209
- Hochereau - de Reviers, M.T. and Lincoln, G.A. (1978): Sesonal variation in the histology of the testis of the red deer.
J.Reprod.Fert. 54, 209-213
- Hoffmann, K. (1972): Melatonin inhibits photoperiodically induced testis development in dwarf hamster.
Naturwissenschaften 59, 218-219

- Hoffmann, K. (1973): The influence of photoperiod and melatonin on testis size, body weight, and pelage colour in the Djungarian hamster (*Phodopus sungorus*).
J.Comp.Physiol. 85, 267-282
- Hoffmann, K. (1974): Testicular involution in short photoperiods inhibited by melatonin.
Naturwissenschaften 61, 364-365
- Hoffmann, K. (1978a): Effects of short photoperiods on puberty, growth and moult in the Djungarian hamster.
J.Reprod.Fert. 54, 29-35
- Hoffmann, K. (1978b): Annuale Periodik bei Säugern und ihre photoperiodische Steuerung.
Arzneim.-Forsch./Drug Res. 28 (II) 10a, 1836-1842
- Hoffmann, K. (1978c): Photoperiodic mechanisms in hamsters: the participation of the pineal gland.
In: I. Assenmacher and D.S. Farner (Eds.), Environmental Endocrinology, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 94-102
- Hoffmann, K. (1979): Photoperiod, pineal, melatonin and reproduction in hamsters.
Progr. Brain Res., im Druck
- Hoffman, R.A. and Reiter, R.J. (1965): Pineal gland: influence on the gonads of male hamsters.
Science, N.Y. 148, 1609-1611

- Leblond, C.P. and Clermont, Y. (1952): Spermiogeneses of rat, mouse, hamster and guinea pig as revealed by the "periodic acid - fuchsin sulfurous acid" technique. Americ.J.Anat. 90, 167-216
- Lecyk, M. (1962): The effect of the length of daylight on reproduction in the field vole (*Microtus arvalis*, Pall.). Zool.Polon. 12, 189-221
- Lecyk, M. (1963): The effect of short daylight on sexual maturation in young individuals of the vole (*Microtus arvalis*, Pall.). Zool. Polon. 13, 77-86
- Leidl, W. (1958): Klima und Sexualfunktion männlicher Haustiere. Verlag M. und H.Schaper, Hannover
- Leidl, W. (1968): Steuerung und Beeinflussung der Samenbildungsprozesse. Z.f. Tierzüchtung und Züchtungsbiologie 84, 273-289
- Leidl, W., Hoffmann, B. und Karg, H. (1970): Endokrine Regulation und jahreszeitlicher Rhythmus der Fortpflanzung beim Ziegenbock. Zbl.Vet.Med. A, 17, 623-633
- Lienert, G.A. (1973): Verteilungsfreie Methoden in der Biostatistik. Verlag Anton Hain, Meisenheim am Glan

Lincoln, G.A. and Mac Kinnon, P.C.B. (1976): A study of seasonally delayed puberty in the male hare (*Lepus europaeus*). J. Reprod.Fert. 46, 123-128

Lincoln, G.A., Mc Neilly, A.S. and Cameron, C.L. (1978): The effects of a sudden decrease or increase in daylength on prolactin secretion in the ram. J.Reprod.Fert. 52, 305-311

Lincoln, G.A. and Kay, R.N.B. (1979) Effects of season on the secretion of LH and testosterone in intact and castrated red deer stags (*Cervus elaphus*). J.Reprod.Fert. 55, 75-80

Lodge, J.R. and Salisbury, G.W. (1970): Seasonal variation and male reproductive efficiency. In: The testis, vol. 3, eds. Johnson, A.D., Gomes, W.R. and Vandemark, N.L., 139-167. New York, Academic Press

Lofts, B. (1970): Animal photoperiodism. William Clowes and sons Ltd. London and Beccles

Oakberg, E.F. (1956): Duration of the spermatogenesis in mouse and timing of stages of the cycle of the seminiferous epithelium. Am.J.Anat. 99, 507-516

Ortavant, R. (1956): Action de la durée d'éclairement sur les processus spermatogénétiques chez le béliet. Compt.Rend.Soc.Biol. 150, 471-474

- Ortavant, R. (1959): Spermatogenesis and morphology of the spermatozoon.
In Cole and Cupps: Reproduction in domestic animals.
II. Academic Press, New York
- Ortavant, R. (1961): Réponses spermatogénétiques du bélier à différentes durées d'éclairement.
Fourth Int.Cong. Animal Reprod. 2, 236-242
- Ortavant, R., Mauleon, P. and Thibault, C. (1964): Photoperiodic control of gonadal and hypophyseal activity in domestic mammals.
Ann. N.Y. Acad. Sci. 177, 157-168
- Pelletier, J. and Ortavant, R. (1975a): Photoperiodic control of LH release in the ram.
Acta endocrin. 78, 435-441
- Pelletier, J. and Ortavant, R. (1975b): Photoperiodic control of LH release in the ram.
Acta endocrin. 78, 442-450
- Prinzen, R. (1972): Autoradiographische Untersuchungen an Kanincheneizellen nach Befruchtung mit ^3H -Thymidin markierten Spermien.
Vet.Med. Diss. München
- Quod, J.R. and de Rooij (1976): Spermatogenesis in the Chinese hamster.
Anat.Rec. 187, 113-124

- Reiter, J. and Johnson, L.Y. (1974): Depressant action of the pineal gland on pituitary luteinizing hormone and prolactin in male hamsters.
Hormone Res. 5, 311-320
- Reiter, R.J., Sorrentino, S. and Hoffmann, R.A. (1970): Early photoperiodic conditions and pineal antigonadal function in male hamsters.
Int.J.Fert. 15, 163-170
- Reiter, R.J., Vaughan, M.K., Blask, D.E. and Johnson, L.Y. (1975a): Pineal methoxyindoles: new evidence concerning their function in the control of pineal-mediated changes in the reproductive physiology of male golden hamsters.
Endocrinology 96, 206-213
- Reiter, R.J., Vaughan, M.K. and Waring, P.J. (1975b): Studies on the minimal dosage of melatonin required to inhibit pineal antogonadotrophic activity in male golden hamsters.
Hormone Res. 6, 258-267
- Reiter, R.J., Vaughan, M.K. and Waring, P.J. (1977): Prevention by melatonin of short day induced atrophy of the reproductive systems of male and female hamsters.
Acta Endocrin. 84, 410-418
- Sadleir, R.M.F.S. (1969): The ecology of reproduction in wild and domestic mammals.
Methuen, London

Stolla, R. und Leidl, W. (1971): Quantitative, histologische Untersuchungen des Hodenwachstums bei Bullen nach der Pubertät.

Zbl.Vet.Med.A. 18, 563-574

Ströbel, H. (1967): Histometrische Untersuchungen am Hodeninterstitium von Stieren mit Störungen der Libido.

Vet.med.Diss., München

Swiestra, E.E. (1968): Cytology and duration of the cycle of the seminiferous epithelium of the boar; duration of spermatozoan transit through the epididymis.

Anat.Rec. 161, 171-186

Tamarkin, L., Hutchison, J.S. and Goldman, B.D. (1976):

Regulation of serum gonadotropins by photoperiod and testicular hormone in the Syrian hamster.

Endocrinology 99, 1528-1531

Thibault, C., Courot, M., Martinet, L., Mauleon, P., du Mesnil

du Buisson, F., Ortavant, R., Pelletier, J. and

Signoret, J.R. (1966): Regulation of breeding season and estrous cycles by light and external stimuli in some mammals.

J.Anim.Sci. Suppl. 25, 119-142

Turek, F.W. (1977): The interaction of the photoperiod and testosterone in regulating serum gonadotropin levels in castrated male hamsters.

Endocrinology 101, 1210-1215

Turek, F.W., Elliott, J.A., Alvis, J.D. and Menaker, M. (1975a):

Effect of prolonged exposure to nonstimulatory photoperiods on the activity of the neuroendocrine-testicular axis of golden hamsters.

Biol.Reprod. 13, 475-481

Turek, F.W., Elliott, J.A. Allvis, J.D. and Menaker, M. (1975b):

The interaction of castration and photoperiod in the regulation of hypophyseal and serum gonadotropin levels in male golden hamsters.

Endocrinology 96, 854-860

Turek, F.W., Alvis, J.D., Elliott, J.A. and Menaker, M.

(1976): Temporal distribution of serum levels of LH and FSH in adult male golden hamsters exposed to long or short days.

Biol.Reprod. 14, 630-631

Turek, F.W., Alvis, J.D. and Menaker, M. (1977): Pituitary responsiveness to LRF in castrated male hamsters exposed to different photoperiodic conditions.

Neuroendocrinology 24, 140-146

van Veen, T., Brackmann, M. and Moghimzadeh, E. (1978): The postnatal development of the pineal organ in the hamsters *Phodopus sungorus* and *Mesocricetus auratus*.
Cell and Tissue Res. 189, 241-250

Yeates, N.T.M. (1949): The breeding season of the sheep with particular reference to its modification by artificial means using light.

J.agr.Sci., Camb. 39, 1-42

Tab. 3 Hodengewicht (beider Hoden) und Tubulusdurchmesser von Tieren aus dem Kurz - (LD 8:16) und Langtag (LD 16:8) im Alter von 1 bis 40 Tagen.

Alter (Tage)	Hodengewicht (mg)		Tubulusdurchmesser	
	LD 16:8	LD 8:16	LD 16:8	LD 8:16
1	2.7	2.0	39.36	37.12
	1.4	1.2	41.28	37.58
2	1.5	2.6	28.20	37.04
	3.8	4.3	41.52	37.16
3	6.1	2.2		
	4.3	1.6		
4	3.7	8.1	41.44	43.36
	7.0	4.1	39.76	40.08
5	6.3	7.1		
	8.4	4.4		
6	8.3	9.0	43.92	43.04
	12.5	6.7	43.12	45.60
7	9.5	11.3		
	10.7	15.1		
8	12.5	16.9	48.32	43.8
	14.0	17.4	48.24	49.52
9	13.3	16.1		
	13.9	21.2		
10	12.3	22.9	52.32	52.96
	26.2	23.0	70.44	54.88
11	24.9	21.7		
	30.8	19.6		
12	31.4	39.0	68.40	62.24
	36.3	33.1	69.84	65.44
13	27.0	36.4		
	36.2	35.6		
14	29.9	41.2	70.44	72.00
	48.1	39.7	78.52	76.24
15	68.3	72.7		
	68.1	39.2		
16	61.2	62.3	88.16	73.68
	86.9	38.4	90.80	59.20
17	61.2	74.9		
	140.7	45.7		
18	88.7	38.4	101.32	72.40
	89.6	28.8	103.44	75.84
19	117.7	72.2		
	155.4	31.3		
20	133.3	61.5	124.08	83.36
	196.6	20.5	130.00	60.32

ANHANG

Tab. 3 Hodengewicht (beider Hoden) und Tubulusdurchmesser von Tieren aus dem Kurz - (LD 8:16) und Langtag (LD 16:8) im Alter von 1 bis 40 Tagen.

Alter (Tage)	Hodengewicht (mg)		Tubulusdurchmesser (µ)	
	LD 16:8	LD 8:16	LD 16:8	LD 8:16
21	139.8 274.4	19.1 66.2		
22	161.8 315.2	34.1 25.9	130.80 153.44	72.54 65.36
23	108.8 340.4	31.2 18.5		
24	306.4 215.9	29.7 35.7	162.48 141.28	62.08 56.64
25	370.1 361.8	16.2 16.5		
26	339.4 303.8	17.9 30.3	169.20 169.44	54.40 65.12
27	226.8 401.4	19.1 19.0		
28	494.3 497.6	20.5 39.6	189.84 182.80	54.16 53.49
29	311.8 155.4	27.1 13.3		
30	385.2 572.3	22.3 19.8	185.12 198.80	60.32 56.16
31	480.9 630.6	16.2 32.2	200.08 196.72	52.72 52.92
32	594.9 563.9	22.2 18.2		
33	589.6 708.6	16.9 39.6		
34	780.8 683.5	73.4 15.4	207.44 197.60	84.88 58.60
35	701.4 871.2	19.7 17.5		
36	451.1 517.7	40.0 13.4	193.28 199.60	63.20 49.92
37	588.6 746.1	20.7 16.2		
38	729.1 864.5	20.0 20.1	210.32 198.20	54.64 63.44
39	855.1 771.0	24.3 13.4		
40	447.6 825.9	23.8 16.9	206.08 214.72	60.64 57.92

Tab. 4 Prozentualer Anteil des Germinativums und Gesamtlänge der Tubuli von Tieren, die unter kurzer (LD 8:16) und unter langer (LD 16:8) Photoperiode gehalten wurden

Alter (Tage)	Germinativum (%)		Tubuluslänge (m)	
	LD 16:8	LD 8:16	LD 16:8	LD 8:16
1	64.00	61.80	0.79	0.56
2	63.36	62.52	0.80	0.48
4	68.32	68.40	1.27	1.90
6	72.80	79.20	1.87	2.50
8	83.48	80.64	3.43	5.78
10	85.60	85.68	5.02	4.44
12	87.40	88.72	4.25	5.89
14	91.96	89.88	3.02	4.53
16	91.40	91.00	4.61	6.50
18	93.48	89.52	4.74	4.04
20	93.76	90.16	5.06	5.14
22	92.60	86.00	5.59	3.46
24	94.00	84.72	6.80	3.66
26	94.04	83.40	7.01	5.57
28	94.04	85.72	8.53	4.13
30	94.24	85.32	6.60	3.35
32	94.52	83.88	7.15	4.15
34	94.16	84.40	11.12	2.47
36	94.04	82.40	7.62	5.25
38	94.28	83.80	10.21	4.79
40	93.60	82.96	6.01	3.72

Tab. 5 Prozentualer Anteil des Germinativums und Gesamtlänge der Tubuli von adulten Tieren, die unter natürlicher Photoperiode gehalten wurden und im Sommer bzw. im Winter getötet wurden.

Tier	Germinativum (%)		Tubuluslänge (m)	
	Sommer	Winter	Sommer	Winter
1	94.20	84.04	7.62	5.45
2	94.32	82.48	12.81	5.15
3	93.96	85.00	9.69	2.90
4	94.20	83.98	7.51	3.36
5	93.96	82.35	11.19	4.75
6	93.68	-	5.43	-

Tab. 6 Anzahl von Spermatozyten I (Leptotän) und Anzahl der Kernpyknosen im Bereich der Spermatogonien und Spermatozyten bei Tieren, die unter kurzen (LD 8:16) und unter langen (LD 16:8) Photoperioden gehalten wurden.
(- = keine 10 Tubulusquerschnitte/Hodenschnitt mehr, die leptotäne Spermatozyten enthalten).

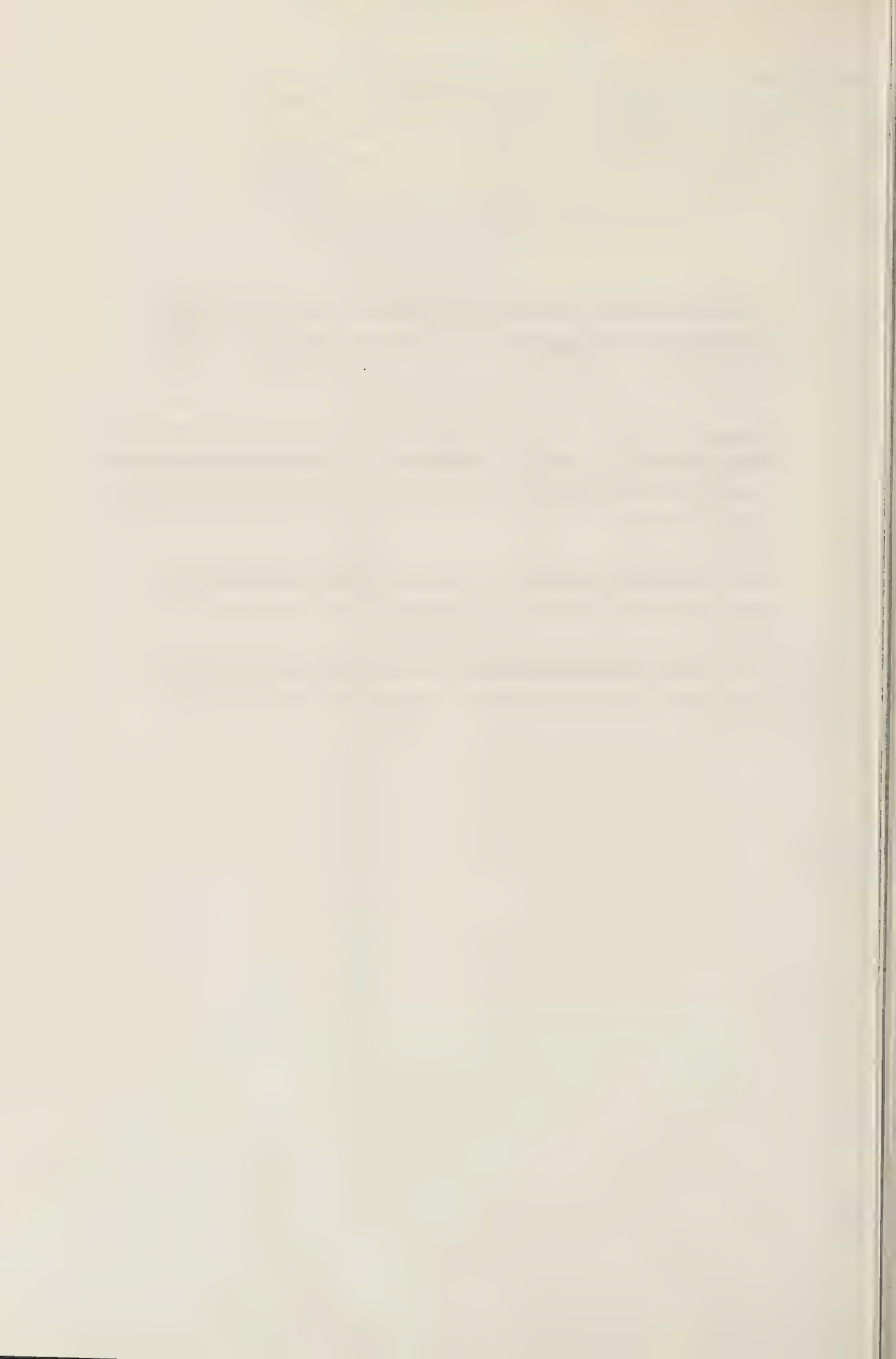
Alter (Tage)	Spermatozyten I (Leptotän)		Kernpyknosen (Spg. u. SZ)	
	LD 16:8	LD 8:16	LD 16:8	LD 8:16
11	84	58	0	0
	79	76	0	1
12	69	94	0	1
	99	142	3	13
13	110	140	0	19
	114	97	3	27
14	169	176	5	41
	172	193	7	10
15	231	184	4	74
	216	113	25	41
16	293	131	14	26
	292	236	6	55
17	255	205	4	93
	318	169	0	278
18	298	102	11	210
	310	93	37	242
19	340	190	7	20
	365	195	41	391
20	435	31	283	82
	382	51	2	121
21	360	-	5	80
	338	27	1	190
22	378	-	23	35
	369	23	23	17
23	397	35	11	88
	426	117	3	83
24	383	-	5	59
	398	-	6	61
25	408	-	0	26
	412	-	1	47
26	443	-	3	22
	410	-	7	17
27	423	-	7	61
	386	-	0	22
28	432	48	3	44
	418	59	0	79

Herrn Professor Dr. W. Leidl möchte ich für die Überlassung des Themas und für wertvolle Hinweise aufrichtig danken.

Ferner danke ich Herrn Professor Dr. J. Aschoff für die Möglichkeit, in seiner Abteilung des Max-Planck-Instituts für Verhaltensphysiologie in Andechs die Untersuchungen durchzuführen.

Mein besonderer Dank gilt Herrn Dr. K. Hoffmann für die jederzeit gewährte hilfreiche Unterstützung.

Ich danke außerdem allen Mitarbeitern beider Institute, die mich bei dieser Arbeit unterstützten.



Lebenslauf

Name: Reina Frieling.

geboren: 12.8.1950 in Hermannsburg

Eltern: Pastor Johannes Frieling und Frau
Lisbeth Frieling, geb. Reimers

Schulen: 1957 bis 1961 Volksschule Brockel
1961 bis 1969 Ratsgymnasium Rotenburg
Abitur am 5.6.1969

Studium: Wintersemester 1969/70 Tiermedizin an der
Tierärztlichen Hochschule Hannover
Wintersemester 1971/72 Tiermedizin an der
Tierärztlichen Fakultät der Universität
München
Sommer 1976 Staatsexamen
Zwischenzeitlich: Wintersemester 1972/73
bis Wintersemester 1973/74 Pädagogik an
der Universität München.

